

Přírodovědecká fakulta Univerzity Karlovy v Praze
Katedra zoologie



Diskriminace a generalizace vizuálních podnětů u ptáků
Discrimination and generalization of visual stimuli in birds

Bakalářská práce

Martina Kišelová
Školitel: doc. Mgr. Alice Exnerová, Ph.D.
Praha 2012

Na tomto místě bych velice ráda poděkovala své školitelce doc. Mgr. Alici Exnerové, Ph.D. za cenné rady, připomínky, poskytnuté materiály i čas během sepisování této bakalářské práce. Také bych ráda poděkovala své mamince i celé rodině za mimořádnou podporu.

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracovala samostatně a uvedla jsem všechny použité prameny a literaturu.

V Praze dne:

1.	ÚVOD	5
2.	VYMEZENÍ ZÁKLADNÍCH POJMŮ.....	6
3.	TESTOVANÉ PTAČÍ DRUHY A TYPY DISKRIMINOVANÝCH PODNĚTŮ	8
3.1.	TESTOVANÉ PTAČÍ DRUHY	8
3.2.	TYPY DISKRIMINOVANÝCH PODNĚTŮ.....	10
4.	TYPY EXPERIMENTŮ A NEPODMÍNĚNÝCH PODNĚTŮ.....	11
4.1.	TYPY EXPERIMENTŮ	11
4.2.	NEPODMÍNĚNÉ PODNĚTY	12
5.	FYZIOLOGIE VIDĚNÍ U PTÁKŮ	13
6.	DISKRIMINACE RŮZNÝCH TYPŮ VIZUÁLNÍCH PODNĚTŮ	15
6.1.	BARVA.....	15
6.2.	KONTRAST.....	21
6.3.	SYMBOLY A VZORY.....	23
6.4.	VELIKOST	29
6.5.	ZÁVĚRY DISKRIMINACE	30
7.	GENERALIZACE RŮZNÝCH TYPŮ VIZUÁLNÍCH PODNĚTŮ.....	31
7.1.	BARVA.....	31
7.2.	SYMBOLY A VZORY.....	37
7.3.	VELIKOST	40
7.4.	PROSTOROVÉ UMÍSTĚNÍ PODNĚTU.....	40
7.5.	GENERALIZACE: ZÁVĚR	41
8.	ZÁVĚR.....	42
9.	SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY.....	42

Abstrakt

Diskriminace a generalizace jsou významné procesy, které umožňují ptákům orientovat se jejich prostředím. Po prostudování literatury zabývající se diskriminací a generalizací je zjevné, že se tyto procesy u ptáků řídí podobnými zákonitostmi demonstrovanými u jiných taxonů. Pro ptáky je velmi významná diskriminace barevných podnětů. Ptáci jsou schopni asociovat si jakoukoliv barvu s pozitivním či negativním podnětem a pokud se setkají s podnětem složeným z elementů pocházející z více dimenzí, diskriminují právě podle dimenze barvy. Experimenty také podporují mimořádný význam kontrastu, který zesiluje signál podnětu a tím urychluje učení. U ptáků je často demonstrován peak shift a to i v dimenzích podnětů, u kterých to nebylo teoreticky předpokládáno (Ernst et al. 1971). Všechny tyto aspekty diskriminace i generalizace jsou pro ptáky biologicky velmi relevantní a proto není překvapením, že ptáci v těchto úlohách vynikají.

Klíčová slova: diskriminace, rozpoznání, generalizace, generalizační gradient, peak shift, area shift, diskriminační učení, averzivní učení, podmiňování

Discrimination and generalization are important processes that enable the birds orientate in their natural environment. The experiments in this thesis demonstrate that these processes follow similar patterns in birds as in other taxa. For birds is a very significant discrimination of color stimuli. Birds are able to associate any color with a positive or negative stimulus, and if they encounter a stimulus composed of elements from several dimensions, the stimulus is discriminated just by color. The experiments also support the major importance of contrast, which amplifies the signal and it accelerates learning. Phenomenon peak shift is also often demonstrated in generalization gradients in birds and it is demonstrated even on the dimensions of stimuli, where it wasn't theoretically expected (Ernst et al. 1971). All these aspects of discrimination and generalization for birds are biologically very relevant and it is not surprising that birds excel in these roles.

Key terms: discrimination, recognition, generalization, generalization gradient, peak shift, , area shift, discrimination learning, avoidance learning, conditioning

1. Úvod

Diskriminační učení a generalizace je významná schopnost organismů, včetně ptáků, která jim umožňuje orientovat se ve svém životním prostředí (Pearce 2008). Je natolik významná, že ji ovládají i nižší formy živočichů, například trepky (Armus et al. 2006).

Základem tohoto učení je získávat informace o prostředí takovým způsobem, že se ptáci učí z důsledků reakce na určité podněty. Ale prostředí, ve kterém žijí je natolik komplexní, že je pro ně nemožné reagovat jiným způsobem na všechny elementy prostředí, které jim poskytují určitou informaci. Tento problém jim pomáhá řešit generalizace, která umožňuje, aby ptáci reagovali na podobné podněty podobným způsobem. Příkladem může být kolibřík, který na základě diskriminačního učení získává informaci, že červené květy obsahují více nektaru než bílé. Tuto znalost pak může generalizovat na rostliny, jejichž květy jsou podobné, ale nikoliv stejně červené (MelendezAckerman et al. 1997).

Diskriminace a generalizace jsou již studovány téměř celé století, přesto stále nebyly získány veškeré poznatky týkající se tohoto tématu. Většina prvotních zákonitostí, kterými se tento druh učení řídí, byla získána v laboratorním prostředí, které je velmi umělé. Tyto poznatky pak jen málo reflektovaly význam tohoto učení pro organismy žijící ve svém životním prostředí.

Ve své bakalářské práci bych ráda shrnula základní poznatky o diskriminačním učení a generalizaci. Chtěla bych se zaměřit na designy pokusů, typy podnětů a druhy ptáků, které jsou využity v testování diskriminačních úloh a generalizačních testů. Z výsledků předložených experimentů bych pak ráda vyvodila určité obecné závěry. Ve své práci bych ráda našla odpovědi alespoň na některé z těchto otázek:

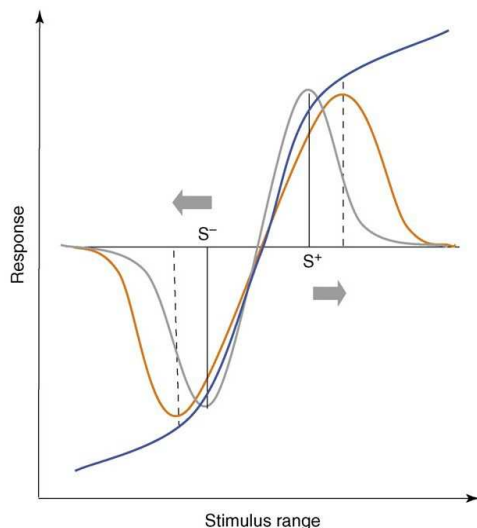
- Jaké metody byly použity pro studium diskriminace vizuálních podnětů u ptáků (typy podnětů, design experimentů)
- jaké vlastnosti podnětů ovlivňují snadnost či obtížnost diskriminace
- jak záleží na kontextu diskriminační úlohy – vliv experimentálního designu, kladné versus záporné podněty
- podle kterých vlastností ptáci diskriminují komplexní podněty (např. barva versus tvar)
- jaká je mezidruhová a vnitrodruhová variabilita ve schopnosti řešit stejné (či podobné) diskriminační úlohy a s čím může tato variabilita souviset; lze ze spektra testovaných druhů usoudit, které mechanismy budou mít obecně ptačí platnost?
- jak záleží míra (šíře) generalizace na vlastnostech podnětu (barva, kontrast, vzor)
- jak záleží míra (šíře) generalizace na kontextu diskriminační úlohy (design pokusu, kladné versus záporné podněty v jakých případech je generalizace symetrická a v jakých asymetrická a jak to lze vysvětlit

Pro větší přehlednost budu diskriminační a generalizační úlohy v rámci kapitol řadit podle skupin ptáků, které byly testovány v předložených experimentech. Chtěla bych nalézt určité faktory, které by byly specifické pro tyto taxonomické skupiny. Jedinou výjimkou je podkapitola 7.1 „Barva“, ve které jsem experimenty rozdělila na generalizace podél dimenzí „rearrangement“ a intenzity.

2. Vymezení základních pojmů

Diskriminační učení je proces, ve kterém se zvíře učí rozlišovat a reagovat na různé podněty, které jsou odlišně posilovány. Podnět, který je pozitivně posilován (odměňován), označujeme jako **pozitivní podnět** (S^+). Naopak neutrální podnět nebo podnět spojený s negativním posílením (trestem) označujeme jako **negativní podnět** (S^-). Diskriminace je také možná s jedním podnětem, protože zvíře může například rozlišovat posilovaný podnět od okolního prostředí nebo kontextu experimentu (Shettleworth 2010). Diskriminované podněty se liší v určité vlastnosti, která určuje **dimenzi podnětu** (Domjan 1998). Dimenzi podnětu tak chápeme jako vlastnost podnětu, která se může měnit podél osy, na které jsou tyto vlastnosti vyneseny (např. hodnoty vlnové délky). Můžeme rozlišovat **dimenzi intenzity**, která zahrnuje podněty stimulující stejné receptory, jen jinou intenzitou (např. světlo o jedné vlnové délce, ale jiné intenzitě) a **dimenzi „rearrangement“** (uspořádání), která zahrnuje podněty stimulující jinou sadu receptorů (např. světla o jiných vlnových délkách) (ten Cate a Rowe 2007). Diskriminační úloha může být buď intra- nebo interdimenzionální. V **intradimenzionální** úloze se S^+ a S^- odlišují jen podél dimenze (např. dvě světla o jiných vlnových délkách) a v **interdimenzionální** úloze se S^+ a S^- v dimenzích odlišují. Příkladem interdimenzionální úlohy může být experiment, kde pozitivním podnětem je tón o určité frekvenci a negativním podnětem je světlo. V experimentech bývá diskriminační úloha několikrát opakována a proces učení je zaznamenáván pomocí křivky učení.

Generalizací rozumíme přenesení určitého chování z jednoho podnětu na podněty velmi podobné, ale přesto patrně odlišné. Generalizace je experimentálně testována předložením sady podnětů, které se navzájem liší v příslušné dimenzi a reakce k těmto podnětům jsou reprezentovány reakčním gradientem podél dimenze, který nazýváme **generalizační gradient** (Ghirlanda a Enquist 2003). Pokud testové podněty zahrnují S^+ použitý v diskriminačním učení, nejsilnější reakce je právě v této hodnotě a gradient je symetrický. Pokud testované podněty zahrnují S^+ i S^- , nejsilnější reakce je posunuta na nový podnět, který je v blízkosti S^+ a je posunut opačným směrem od S^- . V tomto případě hovoříme o **peak shiftu** (Hanson 1959).



Obrázek 1 - Idealizované generalizační gradienty. Osa x představuje rozsah podnětů, na kterém byl generalizační gradient testován. Šedá křivka reprezentuje gradient, který je získán, pokud jsou S^+ a S^- výrazně vzdáleny. Obě další křivky reprezentují gradienty, u kterých se vyskytuje „peak shift“. Modrá křivka je získána diskriminací podnětů z intenzitní dimenze a červená z „rearrangement“ dimenze. převzato z ten Cate a Rowe (2007)

Vliv na tvar generalizačního gradientu má i dimenze podnětu. Pokud je diskriminační úloha interdimenzionálního typu, generalizační gradient nabývá tvaru gausovy křivky s vrcholem v hodnotě S^+ (Blough 1967; Guttman a Kalish 1956). Intradimenzionální diskriminační úlohy vyvolávají jiné generalizační gradienty než interdimenzionální. Nejenže jsou strmější, ale také často vykazují „peak shift“. Pokud tréninkové podněty leží na intenzitní dimenzi, je křivka generalizačního gradientu strmější a naznačuje, že čím je podnět vzdálenější od S^+ , tím bude posun vrcholu výraznější (Obrázek 1 - modrá křivka). Ale pokud tréninkové podněty leží na „rearrangement“ dimenzi, vrchol gradientu je většinou blízko hodnoty tréninkového podnětu S^+ . Nové podněty více vzdálené od hodnoty S^+ nevyvolávají silnější reakci, ale naopak slabší (Obrázek 1 - červená křivka).

Jsou známy tři hlavní hypotézy, které se snaží tento fenomén vysvětlit. První z nich, „relational hypothesis“, je založená na domněnce, že zvířata se spíše učí o relativním vztahu mezi S^+ a S^- než o fyzických aspektech podnětů jako takových. Příkladem může být diskriminační úloha, ve které je tmavý podnět negativní a světlý podnět pozitivní. Pokud se poté zvíře setká se světlejším podnětem, bude na něj reagovat silněji, protože je relativně světlejší než S^+ (Pearce 2008; ten Cate a Rowe 2007). Druhá hypotéza nazvaná „conditioning-extinction theory“ vychází z toho, že „peak shift“ vyplývá z překrytí mezi generalizačními gradienty okolo S^+ a S^- . Interakce mezi excitačním gradientem okolo S^+ a inhibičním gradientem okolo S^- vyústí v gradient, jehož vrchol bude posunut od pozitivního podnětu ve směru od negativního (Spence 1937; ten Cate a Rowe 2007). Poslední hypotéza je známá jako „elemental“. Ta říká, že pokud nový podnět sdílí s pozitivním určité rysy, které nejsou obsaženy v negativním podnětu, může být vyvolán „peak shift“. Toto je nejpravděpodobnější hypotéza, která navíc může vysvětlit rozdíl v generalizačních gradientech lišící se mezi intenzitní a „rearrangement“ dimenzí (ten Cate a Rowe 2007).

Je známa i méně výrazná forma „peak shift“, kterou nazýváme „**area shift**“. Objevuje se v interdimenzionálních úlohách a jedná se o neasymetrický tvar generalizačního gradientu. Vrchol není posunut, ale subjekty více odpovídají na podnět vedle S^+ směrem od S^- než na podnět vedle S^+ směrem k S^- . Dochází tak k typickému zkosení gradientu na straně od S^+ směrem k S^- (ten Cate a Rowe 2007).

„Peak shift“ byl prokázán v různorodých úlohách testujících různé podněty, ať už zvukové (Thomas a Setzer 1972), vizuální (Dougherty a Lewis 1991) nebo prostorové (Cheng a Spetch 2002; Cheng et al. 1997). A podobně široce se objevuje v různých taxonomických skupinách. Prokázán byl u např. u ryb (Ohinata 1978), savců (Spetch et al. 2004) a samozřejmě u ptáků (Hanson 1959). Takový výčet organismů, u kterých se „peak shift“ může objevit může naznačovat, že se tento jev bude podílet na významných ekologických a evolučních aspektech. Jeho vliv je diskutován v evoluci „exaggerated“ (přehnaných) signálů, které jsou zapojené ve výběru sexuálního partnera nebo varovného zbarvení (Ryan 1990; Weary et al. 1993).

3. Testované ptačí druhy a typy diskriminovaných podnětů

3.1. Testované ptačí druhy

Většina prvotních studií o diskriminaci a generalizaci byla prováděna s holuby domácími *Columba livia domestica* (Columbiformes). Například Hanson doložil pomocí diskriminační a generalizační úlohy testující vlnovou délku u holubů tak významný fenomén, jako je „peak shift“ (Hanson 1959). Tento jev byl pak široce prokázán u mnoha dalších ptačích druhů s různými podněty (např. Gamberale a Tullberg 1996). Nespornou výhodou holubů je jejich dostupnost, protože jsou dlouhodobě chováni v zajetí a s tím souvisí i menší míra stresu během pokusů. Jednotlivé ptáky lze také využít v několika experimentech za sebou (Blough 1967; Cheng et al. 1997). Ptáci jsou tak zvyklí na experimentální prostředí a jsou mnohem méně stresováni umístěním do experimentálního boxu. Ale široké využití holubů v různých experimentech není příliš výhodné, protože výsledky z těchto testů nelze interpretovat na všechny taxony. Například využití holubů v experimentech týkajících se aposematismu není příliš vhodné, protože se převážně živí semeny rostlin (Murton a Westwood 1966).

Dalším hojně používaným druhem, se kterým se v těchto úlohách setkáváme, je kur domácí *Gallus gallus domesticus*¹ (Galliformes). Nejčastěji jsou testována právě vylíhlá nebo několik dní stará kuřata (Aronsson a Gamberale-Stille 2008). Podobně jako holub oplývá tento druh několika výhodami. Kuřata jsou snadno dostupná, dá se s nimi jednoduše manipulovat a je velmi snadné získat naivní (nezkušenou) experimentální skupinu o větším množství jedinců. Ptáčata kura domácího jsou prekociálního typu, což znamená, že ihned po vylíhnutí tyto ptáky vidí, chodí, vyhledávají potravu a regulují svou tělesnou teplotu (Gill 2007). Kuřata tak mohou být testována několik dnů po vylíhnutí (Vallortigara et al. 1996). Navíc je lze testovat v otevřených arénách, což je pro většinu ostatních ptáků nemyslitelné (Gamberale-Stille a Guilford 2003). Velká nevýhoda je jejich použití pro vizuální

¹ V této práci budu nadále používat termín „kuře“ pro ptáčata kura domácího (*Gallus gallus domesticus*)

experimenty, protože kurové mají ve srovnání s jinými ptačími taxony poměrně nízkou ostrost vidění (Güntürkün 2000). Další nevýhoda těchto ptáků je fakt, že ptáčata musejí být často testována po dvojicích, protože jsou tito ptáci stresovaní, pokud jsou ponecháni osamotě. Experiment může být řešen několika způsoby. Například společník testovaného kuřete má před experimentem dostatek potravy a tudíž nemá významný zájem o podmíněné i nepodmíněné podněty určené testovanému jedinci (Gamberale-Stille 2001; Gamberale-Stille a Tullberg 1999). Je také možné zaznamenávat jen první reakci jednoho ze dvou kuřat (Osorio et al. 1999a). Ale existují experimenty, ve kterých se kuřata naučila prohledávat experimentální prostředí samotná (Aronsson a Gamberale-Stille 2009). Nicméně tento experimentální přístup vyžaduje trénink, který probíhá několik dní. Z řádu hrabaví lze zmínit křepelku japonskou (*Coturnix coturnix japonica*), která se objevuje v experimentu testující averzivní učení, kde byli testováni již dospělí jedinci (Czaplicki et al. 1976).

Největší taxonomickou skupinou ptáků jsou pěvci (Passeriformes). Pěvci jsou často součástí diskriminačních a generalizačních pokusů, které testují hypotézy v rámci aposematismu. Jsou také zastoupeni v terénních pokusech zkoumající vliv kukaččího parazitismu (Procházka a Honza 2003) nebo imprintingu (ten Cate et al. 2006). Většinu druhů pěvců je ale nutné odchytávat z volné přírody, což přináší některé nevýhody. Ptáci jsou experimentálním prostředím více stresovaní než holubi nebo kuřata a výsledky experimentů mohou být tímto stresem více zkresleny. Navíc u divoké populace nelze zajistit, jestli se ptáci s daným podnětem (nebo podobným) nikdy nesetkali. Jeden z příkladů pěvců, který je hojně využíván v diskriminačních úlohách je sýkora koňadra (*Parus major*). Tento drobný pěvec je rozšířen v celé Evropě v relativně velkých počtech a není příliš obtížné odchytit tyto ptáky z volné přírody. Primární potravou sýkor je hmyz, proto jsou vhodnými kandidáty pro experimenty testující hypotézy týkající se aposematismu, kde hrají roli predátora, například Lindström et al. (2001). Je také možné ručně odchovávat ptáčata a získat tím naivní (nezkušené) ptáky, u kterých je jisté, že se s předloženým podnětem nikdy nesetkali (Svadova et al. 2009). Nevýhodou těchto ptáků je stres způsobený experimentálním prostředím i chovem v zajetí. Jednou možností jak tento negativní efekt zmírnit je používat experimentální vybavení, u kterého nedochází k vizuálnímu kontaktu ptáka a experimentátora (Svadova et al. 2009). Další možností je použít celodřevěné chovné klece, které jsou uvnitř osvětlené, ze kterých se ptáci nesnaží uniknout (Lindstrom et al. 2001). V neposlední řadě se začínají více používat ptáci z čeledi krkavcovitých (Corvidae), kteří jsou proslulí svými kognitivními schopnostmi, například používáním nástrojů (Hunt 1996). Je tedy možné srovnávat jejich výkon v učení s primáty (Range et al. 2008), což je například u holubů nebo kuřat obtížnější. Z méně častých zástupců pěvců v diskriminačních nebo generalizačních úlohách lze zmínit vlvovce červenokřídlého (*Agelaius phoeniceus*) (Mason a Reidinger 1983), sýkoru černohlavou (*Parus atricapillus*) (Alcock 1970) nebo špačka obecného (*Sturnus vulgaris*) (Vallortigara et al. 1996).

Vzácněji bývají v těchto experimentech používáni kolibříci (Apodiformes). Kolibříci jsou využíváni v experimentech probíhajících v podmínkách, které velmi napodobují přirozené prostředí

nebo přímo v terénních experimentech. Tito ptáci jsou testováni v úlohách, které se snaží odhalit asociace mezi opylovačem a barvou květu (MelendezAckerman et al. 1997).

3.2. Typy diskriminovaných podnětů

Diskriminace závisí na schopnosti organismu vnímat rysy podnětů, se kterými se setkávají ve svém prostředí. Podněty mohou mít jakoukoliv modalitu - vizuální, akustickou, somatosenzorickou, chuťovou nebo čichovou (Phillmore 2008). V této práci budou diskutovány experimentální práce, které primárně používají vizuální podněty. Vizuální podněty jsou takové, které živočich může vnímat svým zrakem. Takovým podnětem pak může být barva, vzor, tvar, komplexní objekty, kontrast mezi objekty nebo rozměr objektu.

Barevné podněty mohou být určeny achromatickými aspekty (jasem) a chromatickými aspekty (odstín a sytost) (Osorio et al. 1999c). Tyto vlastnosti také určují dimenzi podnětů a podněty se například mohou měnit podél dimenze intenzity (sytosti) barvy. Barvou je však v diskriminačních a generalizačních experimentech nejčastěji myšlen odstín a tímto způsobem tak bude pojetí barvy zjednodušováno i v této práci. Barevným podnětem může být například světlo o určité vlnové délce (Goldsmith a Goldsmith 1979), definovaná plocha papíru potištěná určitou barvou (Ham et al. 2006), barevné objekty zobrazené na displeji v operantní komoře (Jansson a Enquist 2003), obarvená potrava (Atkinson et al. 2003) nebo trojrozměrný objekt, který se liší v barvě (Hauf et al. 2008). Neobvyklým barevným podnětem jsou tzv. „isodipole patterns“ (Osorio et al. 1999c). Jedná se o podnět, který je složen z minimálně dvou typů malých obdélníků. Nejjednodušší je typ pro testování achromatického kontrastu, kdy je takový vzor složen z tmavých a světlých obdélníků. Tyto vzory také mohou být i barevné. Barevné podněty většinou představují vzory obdélníků, které jsou z 30 % obarvené a ze 70 % jsou šedé (Osorio et al. 1999c). Tyto podněty mají velikou výhodu, protože poskytují srovnání barvy s pozadím a je možné provádět diskriminaci velmi jemných rozdílů (Baddeley et al. 2007).

S barvou úzce souvisí kontrast. Kontrast je definován rozdílem barvy a jasu objektu vůči jeho pozadí. Barevný kontrast je spíše studován v rámci vlivu na diskriminaci barvy (Aronsson a Gamberale-Stille 2009).

S kontrastem souvisí podněty, které nesou monochromatické symboly, protože černé objekty na bílém pozadí jsou velmi kontrastní a pro ptáky by měly být dobře rozpoznatelné. Nejčastěji jsou použité černé symboly (např. křížek, vyplněný čtverec), které jsou natištěné na bílý papír. Příkladem takového podnětu mohou být dva čtverce papíru slepené k sobě, na vnější straně nesoucí symbol a uvnitř nepodmíněný podnět, například kousek mandle (Ihalainen et al. 2008). Jiný příklad takového podnětu může být stéblo slámy naplněné tukem, které má na koncích přilepené definované kousky bílého papíru, který nese symbol (Alatalo a Mappes 1996). Výhodou těchto podnětů je skutečnost, že ptáci s nimi mohou manipulovat jako s reálnou kořistí. Proto je jejich použití nejčastější v experimentálním designu nazvaném „novel world“ (Lindstrom et al. 2001). Jednoduché symboly mohou také představovat trojrozměrné objekty, které se mohou lišit svou velikostí (Hauf et al. 2008).

Předchozí podněty měly jen jeden element, který se měnil podél jedné dimenze (např. vlnová délka barvy). Ale existují podněty, které jsou složené z více elementů a mohou se měnit podél více dimenzí. Příkladem může být barevný vzor, ve kterém se může měnit jak barevné složení, tak i velikost (Terhune 1977). Podobně komplexní může být použití živé, reálné kořisti jako podnětu. Přestože je snaha o to, aby se tyto podněty od sebe výrazně lišily právě v dimenzi, ve které má diskriminace probíhat (Gamberale-Stille et al. 2009), není ale vyloučené, že živá kořist na ptáky působí i přes jiné dimenze a může tak nechtěně ovlivňovat učení.

4. Typy experimentů a nepodmíněných podnětů

4.1. Typy experimentů

Diskriminační učení a následné generalizační testování může probíhat v mnohých experimentálních designech. Jedno z mnoha rozdělení těchto experimentů je podle druhu prezentace podnětů, které dělí tyto experimenty na úlohy se simultánní (současnou) nebo sukcesivní (postupnou) prezentací podnětů, které mají být diskriminovány. V sukcesivních úlohách je vždy přítomen pozitivní i negativní podnět současně a tyto úlohy jsou více citlivé v odhalování počátečních stádií učení. Naopak v sukcesivních úlohách zvíře zpočátku reaguje na postupně předložené podněty stejně rychle, obzvláště pokud případné chyby nejsou příliš drahé (Shettleworth 2010).

Velmi výhodné je využití experimentů, které co nejvěrněji napodobují prostředí, ve kterém se pták nachází. Zvíře tak přirozeně reaguje na předložené podněty, aniž by je bylo nutné složitě trénovat. Takovým příkladem může být srovnávací experiment testující mimo jiné diskriminační schopnosti kolibříků černobradých (*Archilochus alexandri*), který probíhal přímo v přirozeném prostředí a podnětem byly různě osvětlené umělé květy (Goldsmith a Goldsmith 1979).

Avšak většina počátečních diskriminačních experimentů nebyla prováděna ve výše zmíněných podmínkách, ale v experimentálním prostředí, které je pro zvíře umělé. Velmi populární metodou, která umožňuje provádět diskriminační učení je operantní podmiňování, které umožňuje testovat velké množství zvířat a provádět velké množství kol učení (Shettleworth 2010). Pro tento typ experimentů je výhodné použít mnohdy automatizované operantní komory nazývané Skinnerovy boxy. Skinnerův box lze obecně popsat jako speciální techniku založenou na principech, které vynalezl B. H. Skinner. Zahrnuje několik podstatných částí: manipulační zařízení, prostřednictvím kterého zvíře zprostředkovává svou reakci (př. tlačítko pro holuby) a které řídí vypínač. Další je nahrávací systém, zásobník, který zvířeti zprostředkovává potravu a malá komora, do které je zvíře a výše popsaná aparatura vložena (Ferster 1953). Pokud zvíře umístíme do experimentálního prostředí, musí si na něj nejprve zvyknout a musí se naučit, kde jsou podněty prezentovány nebo odkud přichází odměna. Proto se v operantních experimentech používají oddělené fáze učení nazývané pre-trénink (Shettleworth 2010). Samotné posilování může probíhat tak, že je posílena každá reakce nebo podle specifického plánu. Takové plány nazýváme (1) posilování podle stálého časového intervalu (fixed interval), (2)

posilování podle variabilního časového intervalu (variable interval), (3) posilování ve stálém poměru k počtu operantů (fixed ratio) a (4) posilování v měnícím se poměru k počtu operantů (variable ratio) (Skinner 1957).

Otevřené experimentální arény lze použít u kuřat, která jsou často testována jako několik dní stará. Tito ptáci mohou procházet stezkou a diskriminovat podněty, které jsou umístěné v jamkách podél takové stezky (Aronsson a Gamberale-Stille 2008). Tento design je výhodný především pro sukcesivní prezentaci podnětů. Je ale možné nechat kuřata prohledávat definovaný prostor, kde není zajištěno, v jakém pořadí jsou podněty vybírány (Baddeley et al. 2007).

Protože diskriminační učení je často součástí experimentů, ve kterých jsou testovány hypotézy vzniku různých fenoménů, např. Müllerovskou mimézi. Za tímto účelem byl vytvořen design experimentů nazvaný „novel world“. Experiment je často situován do velké místnosti, ve které je podlaha pokrytá souvislou vrstvou archů bílého papíru, na kterých jsou natištěné symboly, nejčastěji křížky. Mezi jednotlivými archy jsou umístěné dřevěné trámy, umožňující ptákům manipulovat se získanou kořistí. Jedlá kořist také nese symbol křížku a je proto kryptická. Naopak nejedlá kořist nese velmi kontrastní symbol, například vyplněný čtverec a signál je proto aposematický. Výhoda tohoto experimentu je nesporně v tom, že testování ptáci jsou zde naivní, přestože byli odchyceni z volné přírody. Je totiž velmi pravděpodobné, že se s podobným typem prostředí nikdy nesetkali (Lindstrom et al. 2001).

Ve většině experimentů je obvykle testován jeden pták v čase. Pokud je tomu jinak, bývá to v této práci zmíněno u příslušného experimentu.

4.2. Nepodmíněné podněty

Nepodmíněné podněty můžeme rozdělit na dvě kategorie, podle toho, jestli jsou asociovány s pozitivním nebo negativním diskriminovaným podnětem. Nepodmíněný podnět, který je asociován s pozitivním diskriminovaným podnětem je posilován pozitivně, naopak podnět asociovaný s negativním podnětem je posilován negativně. Pro termín pozitivní posílení můžeme použít výraz „odměna“ a pro termín negativní posílení můžeme použít termín „trest“ (Skinner 1957). U ptáků bývá nejčastější forma odměny potrava. Bývají používány kousky komerčního krmiva (Atkinson et al. 2003), směs zrní (Boneau et al. 1965), arašídů (Ham et al. 2006), mandle (Ihalainen et al. 2008), usmrcené larvy potěmníka moučného (Aronsson a Gamberale-Stille 2008) a jiné formy potravy. Trest bývá v experimentech také velmi variabilní. Nejjednodušší varianta trestu je absence odměny a podnět spojený s tímto trestem lze nazývat neutrální (Alcock 1970). Nejčastější formou trestu ale bývá znehodnocená potrava, např. hořkým chininem (Ham et al. 2006). Nepodmíněný podnět může být také zároveň podnětem podmíněným, pokud je v experimentu použita živá kořist (Gamberale-Stille 2001) nebo nabarvené kousky potravy (Atkinson et al. 2003).

5. Fyziologie vidění u ptáků

Zrak je velmi důležitý smysl, který dovoluje zvířatům vnímat téměř nepřetržitý a detailní obraz prostředí, který je obklopuje. Vizuální systémy obratlovců se vyvinuly a adaptovaly na fungování ve světelném prostředí s hranicemi od plného slunečního světla až téměř po úplnou temnotu. Ptáci, jako obratlovci, kteří se v prostředí pohybují velmi dynamickým způsobem potřebují vysoce funkční zrakový aparát. Právě proto tato taxonomická skupina ve vidění dosahuje vynikajících výsledků (tedy alespoň v barevném) a mnohdy předstihují ostatní obratlovce. Nutno ale říci, že dále popsané excelentní vidění se pravděpodobně vyskytuje jen u denních ptáků.

Oko je orgán, který je schopen zachytit elektromagnetické vlnění z okolního prostředí, přenést ho na fotosenzitivní povrch sítnice a tento obraz odeslat v podobě nervových signálů do mozku. Ptačí oko je rozděleno na část přední a zadní pomocí 12-15 malých kůstek (sklerotikální prstenec). Přední část oka obsahuje rohovku a čočku a v zadní části jsou obsaženy ostatní komponenty. Ke kůstkám se upínají dva svaly, Cramptonův a Bruckeův, které jsou zodpovědné za ostření na objekty. Na rozdíl od savců je rohovka u ptáků schopná měnit zakřivení během ostření podobně jako čočka. To je způsobeno kontrakcemi Cramptonova svalu. Zakřivení způsobuje vyšší světlostnost rohovky. Čočka je velká, samozřejmě také schopná změny zakřivení a její tvar se velmi liší u různých druhů ptáků. Sítnice obsahuje velké množství na světlo citlivých buněk, tyčinky a čípky. Právě vysoká koncentrace čípků umožňuje ptákům vytvářet velmi ostré obrazy bez ohledu na to, na jaké místo na sítnici světlo dopadne. Nejvyšší denzita čípků je ve vyduté jamce zvané žlutá skvrna (fovea). Stejně jako savci mají ptáci centrální foveu, která je umístěna blízko optického nervu, ale u rychle létajících druhů (rorýsi, ledňáčky nebo vlaštovky) se objevuje i *fovea temporalis*. Tito ptáci mají oči namířené dopředu a jsou tedy schopni binokulárního vidění, které projektuje obrazy okolí právě do této fovey. Za sítnicí je další významná součást oka zvaná pigmentový epitel, který absorbuje rozptýlené a zbloudilé světlo v oku. Blízko optického nervu se ještě nachází zvláštní hřebínkový útvar, pecten. Jedná se o velkou, černou, žřasenou a vaskularizovanou strukturu, která u některých ptáků sahá až k čočce. Její funkce je zatím jen debatována, ale nejpravděpodobněji se bude jednat o zdroj živin a kyslíku pro sítnici, protože ptačí sítnice nemá žádné přidané krevní cévy (Gill 2007)

Sítnice obsahuje dva typy fotoreceptivních buněk, které nazýváme tyčinky a čípky. Tyčinky jsou specializované na vidění v tlumeném světle a uplatňují se v nočním vidění. Naopak čípky jsou specializované na vidění v denním světle a jsou zodpovědné za barevné vidění. Čípky jsou u ptáků mnohem komplexnější než u savců. Ve vnitřním segmentu je umístěna olejová kapička, která tvoří filtr, přes který musí světlo projít, aby dosáhlo vizuálního pigmentu. Ten tvoří specializovanou fotosenzitivní oblast, která obsahuje vysokou koncentraci vizuálních pigmentových molekul, které jsou schopny absorbovat fotony. Ptáci mají čtyři třídy klasických čípků a jednu třídu zdvojených čípků, sestávající se ze dvou buněk nazývané principal (hlavní) a accessory (druhotná). Spektrální senzitivita ptačího čípku je určena spektrální prostupností olejové kapičky a spektrální absorbancí

vizuálního pigmentu. Každá třída těchto tyčinek má jinou maximální citlivost na určitou vlnovou délku. Pigment citlivý na červenou barvu má maximální vlnovou délku (λ_{\max}) 569 nm, je obsažen ve zdvojených čípcích a v jedné třídě čípků klasických a je s ním asociována červená olejová kapička (typ R). Tento pigment je nejhojněji rozšířen po celé sítnici. Další třídy čípků jsou definovány jako „citlivé na zelenou“. Jedná se o pigment P505, který je asociovaný se žlutou kapičkou a má λ_{\max} 505 nm. Dále pigment P455, citlivý na modrou, s λ_{\max} 455 nm a nakonec P418 citlivý na fialovou s λ_{\max} 418 nm. Olejová kapička typu R zužuje spektrální citlivost čípku citlivého na červenou barvu odstraněním krátkých vlnových délek a posouvá maximální citlivost k delším vlnovým délkám (nad 600 nm). Olejové kapičky typu P jsou asociovány se zdvojenými čípkami a filtrují mnohem kratší vlnové délky. Zdvojený čípek tak má širokou spektrální citlivost s maximem blízko 570 nm. Další tři typy kapiček, Y (žlutá), C (bezbarvá) a T (průhledná), se vyskytují jen v klasických čípcích. Žluté olejové kapičky jsou spojeny s pigmentem P505 a mají hranici v 510 nm. Pigment P455 citlivý na modrou barvu je asociován s bezbarvou kapičkou (typ C) s hranicí okolo 450 nm a pigment citlivý na fialovou (P418) je spojen s průhlednou kapičkou. Průhledná kapička nemá žádné významné absorpční spektrum. Funkce těchto kapiček je podobná klasické čočce, protože směřuje světlo do citlivé části buňky čípku. Ale nejvýznamnější funkce je odstraňování krátkých vlnových délek a posouvání spektrální citlivosti čípku do delších vlnových délek. To má pravděpodobně významný vliv na rozlišování objektů proti pozadí z listů. Ptáci tak mohou lépe vyhledávat hmyz, ovoce nebo semena (Emden a Rothschild 2004)

Další významnou funkcí ptačího vizuálního systému je schopnost vnímat ultrafialové světlo. Ptáci jsou pravděpodobně schopni vidět několik barev v rámci tohoto spektra. K vidění v UV je zapotřebí vizuální pigment s λ_{\max} blízko 365 nm. Tyto pigmenty už byly potvrzeny u několika druhů pěvců, u holubů (*Columba livia*), ale například i u tučňáků Humboldtových (*Spheniscus humboldti*), andulek vlnkovaných (*Melopsittacus undulatus*) nebo u buřňáka severního (*Puffinus puffinus*). Vidění v tomto spektru bylo asi nejvíce prostudováno u holubů a to jak elektrofyzilogicky, tak pomocí behaviorálních testů. Funkčnost vidění v UV je široká, ať už se jedná o rozpoznání sexuálního partnera nebo vyhledání kořisti. Například poštolka obecná používá UV světlo k nalezení zdrojů své kořisti, hrabošů. Moč těchto hlodavců je pro poštolky viditelná v UV a tak snadno nalézají jejich cestičky a tím i místa, na kterých se nacházejí.

V neposlední řadě je pro ptáky významné ostré vidění. Někteří ptáci, například dravci, mají vynikající ostré vidění. Ostrost může být maximalizována vzrůstem přední ohniskové délky. Optický obraz je pak rozvržen přes větší plochu sítnice a tak se do procesu zapojuje větší počet fotoreceptorů. Dravci, kteří mají tvar oka připomínající tubu, jsou tak schopni na sítnici projektovat extrémně velké obrazy a díky tomu mají velmi ostré vidění. (Güntürkün 2000). Ale variabilita v ostrosti zraku je u ptáků velmi široká a ne všichni ptáci vidí dobře co se ostrosti týče. Například hrabaví (Galliformes), na rozdíl od dravců, dosahují v měření ostrosti vidění velmi špatných výsledků (Gover et al. 2009).

6. Diskriminace různých typů vizuálních podnětů

6.1. Barva

Schopnost diskriminace barev u pěvců je dobře prozkoumána u sýkory koňadry (*Parus major*), protože se tento druh často používá jako modelový predátor u úloh, ve kterých jsou testovány hypotézy spojené s funkcí aposematických signálů. Ham et al. (2006) testovali, jestli si ptáci lépe asociují určité barvy s nejdou kořistí než jiné, např. barvy typicky spojené s aposematickou kořistí jako červená, žlutá nebo oranžová (Cott 1940). Sýkory koňadry (*Parus major*) byly odchycené z volné přírody. Podněty byly čtverce barevného papíru 1 x 1 cm, pod kterými se nacházely nalepené kousky arašídů. Pokud měl čtverec reprezentovat S⁻, kousky byly namočené v hořkém chininu. Papírové čtverečky mohly mít tři barvy, červenou, žlutou a šedou, a byly prezentovány na bílém tácku. Způsob, jakým ptáci manipulovali s kořistí, byl ohodnocen skórovacím systémem v rozsahu 1 (pozření) - 5 (žádná reakce). Nejméně vybírané barvy tak získaly nejvyšší skóre. Ptáci nejdříve prošli preferenčním testem, aby se zjistilo, zda nemají vrozenou nebo z přírody naučenou preferenci pro nějakou barvu. Výsledky prokázaly, že ptáci nemají žádnou signifikantní preferenci pro některou z těchto barev. Ptáci pak byli rozděleni do pěti skupin, kde nejdlost byla signalizována červenou, žlutou, červenou a žlutou nebo šedou barvou. Sýkory vždy dostaly sadu barev, jejichž kombinace závisela na tom, do které skupiny patřily (viz obr. 2). Diskriminační učení probíhalo v 20 kolech.

		Number of Birds	Number of Trays
Initial preference test	& & &	67	5
Interval (3 - 5 days)			
Group 1	& & &	11	20
Group 2	& & &	11	20
Training	Group 3 & & &	15	20
	Group 4 & & &	11	20
	Group 5 & & &	14	20
Interval (1 week)			
Memorability test	& & &	As training	5

Obrázek 2 - Kombinace barevných podnětů, které byly nabídnuty sýkorám. Horní řádek („Initial preference test“) představuje kombinace, které kuřata dostala během preferenčního testu. Další pět řádků představuje kombinace pro pět skupin ptáků v diskriminačním tréninku. Nakonec, poslední řádek představuje kombinace barev, které ptáci dostali během testu paměti („Memorability test“) - převzato z Ham et al. 2006

Z výsledků vyplývá, že se sýkory úlohu naučily ve všech případech stejnou rychlostí. Ptáci si asociovali šedou barvu s S⁻ stejně účinně jako s červenou nebo žlutou. Navíc bylo zjištěno, že pokud negativním podnětem byly dvě barvy, pozdější test paměti prokázal, že se ptáci úlohu naučili jen podle jedné barvy a to žluté. Žlutá barva v testu nejefektivněji odmítána a je tedy pravděpodobné, že zastínila efekt červené barvy. Experiment tedy nepřinesl žádný důkaz, že by si sýkory asociovaly určitou barvu s nejdlostí rychleji než ostatní. Tento experiment tak naznačuje, že diskriminace barev je pro ptáky jednoduchá a zdá se, že ptáci mají predispozice naučit se rychle si asociovat jakoukoliv barvu s pozitivním nebo negativním podnětem.

Autoři dalšího experimentu se snaží objasnit, jestli jsou krkavci velcí (*Corvus corax*) schopni se naučit diskriminační úlohu, pokud se experimentů účastní dobrovolně, tedy jsou testováni jen pokud mají o úlohu zájem (Range et al. 2008). Úloha navíc srovnává diskriminaci barvy, tvaru a velikosti. Testováno bylo devět krkavců, z nichž jeden byl dospělý samec odchovaný v zajetí a ostatní byli mladí jedinci (polovina odchycená v přírodě, polovina odchovaná v zajetí). Experiment zahrnoval čtyři diskriminační úlohy testující barevnou, tvarovou, velikostní a poziční diskriminaci. V barevné diskriminační úloze byly podnětem červené, žluté nebo modré plastové trubičky. Trubička, která představovala pozitivní podnět, byla naplněna tvarohem. Trubička představující negativní podnět byla prázdná. Podněty byly ptákům prezentovány simultánně, vždy po dvojicích a kombinace barev trubiček byly přiřazeny ke každému jedinci a dále se neměnila. Ptáci obdrželi denně jednu testovou lekci, která obsahovala 10 kol. Tento proces pokračoval, dokud nebylo dosaženo prvního kritéria učení, které bylo minimálně pět správných voleb za sebou během jedné lekce. Další část kritéria byly alespoň tři správné volby v lekci probíhající následující den. To umožnilo potvrdit, že se ptáci naučili diskriminaci dobře a pamatují si ji i po 24 hodinách. Poté byly barvy prohozeny tak, že dříve pozitivní podnět byl negativním a naopak. Učení obrácené diskriminace skončilo, když zvířata vybrala odměňovanou barvu pětkrát v řadě. Z výsledků vyplývá, že všichni krkavci byli schopni vyřešit diskriminační úlohu. Navíc nebyl žádný rozdíl v počtu kol potřebných k dosažení kritéria, pokud srovnáme diskriminaci barvy, tvaru a velikosti. Jediný rozdíl byl v počtu chyb. Ptáci dělali méně chyb v barevné diskriminaci než v tvarové, naopak mezi diskriminací barvy a velikosti nebyl v počtu chyb žádný signifikantní rozdíl. Experiment tak kromě srovnání různých úloh a rychlostí učení také přináší důkaz o tom, že ptáci jsou schopni si pamatovat barevnou diskriminační úlohu i za 24 hodin. Vystává otázka, jak dlouho si ptáci dokáží udržet asociaci mezi barvou a pozitivním či negativním podnětem.

Na tuto otázku se snaží najít odpověď práce testující vrány hrubozobé (*Corvus macrorhynchos*), které byly odchycené z volné přírody (Bogale et al. 2012). Použity byly dvoubarevné podněty, které byly natištěny na bílý papír, obsahující červenou se zelenou a žlutou s modrou. Podněty tvořily víčko misky a vrána se musela toto víčko odstranit. Miska s pozitivním podnětem obsahovala krmivo pro psy, miska s negativním podnětem byla prázdná. Vrány byly testovány v jedné lekci denně, přičemž každá lekce obsahovala deset kol. Diskriminační trénink pokračoval dokud ptáci nedosáhli kritéria signifikantní diskriminace, definované jako více než 80 % správných odpovědí ve dvou následujících lekcích. Vrány, které se naučily dané kritérium, byly pak náhodně přiřazeny do pěti skupin určených podle doby, za jakou proběhne paměťový test. Testy tak probíhaly 1-, 2-, 3-, 6- nebo 10 měsíců po trénování diskriminační úlohy. Paměťový test vypadal naprosto stejně jako diskriminační úloha, jen s rozdílem, že signifikantním kritériem bylo devět správných výběrů z deseti a ptáci dostali jen jednu lekci. Z výsledků vyplývá, že vrány byly schopné diskriminovat barevné podněty a dosáhly diskriminačního kritéria během několika prvních kol. Celkový počet kol, které vrány potřebovaly k dosažení kritéria bylo od 20 ke 40. Ale některé vrány byly schopné dosáhnout kritéria během první lekce, což naznačuje, že se barevné diskriminační úlohy učí velmi rychle. Podle výsledků z

diskriminačních úloh provedených v paměťovém testu většina vran signifikantně diskriminovala odměňované podněty a dělala málo nebo žádné chyby. Výsledky také prokázaly, že výkon vran nepoklesl se vzrůstajícím retenčním intervalem. Toto indikuje, že jejich paměť pro barvy je vynikající, přinejmenším pro barevné podněty asociované se zdrojem potravy.

Cílem další práce bylo zjistit, jestli podněty, které odráží UV světlo, mohou hrát roli v averzivním učení. (Lyytinen et al. 2001). Odchycené sýkory koňadry byly testovány v úloze, ve které jim byly simultánně prezentovány dva stejně zelené papírové obdélníky (1,5 x 1 cm), pod kterými byly plátky mandle. Pokud papírek představoval negativní podnět, byla mandle ošetřena v roztoku chininu. Tyto zelené papírky se lišily jen v odrazivosti v UV spektru světla. Před samotným testem byl veden kontrolní experiment, který měl potvrdit, že ptáci jsou schopni vnímat rozdíl v odrazivosti UV. Ptáci dostali dvojici podnětů (UV+ a UV-), jejichž barva souhlasila s barvou pozadí. Pokud ptáci jsou schopni vidět rozdíl mezi podněty, budou podnět UV⁺ vybírat častěji. Výsledky potvrdily, že ptáci tento rozdíl vidí a je možné je testovat v diskriminační úloze. Během diskriminace dodávalo světlo v experimentální kleci více UV světla, aby byl rozdíl mezi podněty nápadnější. Ptáci byli rozděleni do dvou skupin, v první byl pozitivním podnětem UV⁺ obdélník a v druhé to byl UV- obdélník. Podněty byly ptákům předkládány po dvojicích, vždy jeden S⁺ a jeden S⁻ současně. Učení probíhalo ve čtyřech kolech a během kola ptáci dostali šest párů kořistí. Z výsledků vyplývá, že sýkory nebyly schopné se úlohu naučit, přestože byly papírky na pozadí, které UV světlo pohlcovalo a experimentální aréna byla osvětlena zdrojem, které rozdíl mezi podněty zdůrazňoval. Pro ptáky byla tato úloha nesnadná bez ohledu na to, jestli byl negativním podnětem UV⁺ nebo UV⁻. Absence učení v diskriminačním testu může být vysvětlena tím, že sýkory tento podnět nepovažovaly za významný nebo málo nápadný. Existují experimenty, které potvrzují, že málo nápadné podněty ptáci diskriminují velmi slabě (Lindstrom et al. 1999). Je také známo, že okolní prostředí, ve kterém se ptáci pohybují, velmi často pohlcuje UV světlo. Příkladem mohou být listy, půda nebo kůra stromů (Endler 1993). Výsledky naznačují, že učení bylo lepší, když byl jedlý podnět UV⁺, což naznačuje, že by si ptáci mohli lépe spojovat objekty odrážející UV s jedlými než nejedlými aspekty prostředí.

Goldsmith a Goldsmith (1979) testovali divokou populaci kolibříků a jejich schopnost asociovat si určité barvy s nektarem. Hlavním cílem této práce bylo testovat hypotézu, že si kolibříci rychleji asociují červené odstíny barev s odměnou. V experimentu použili krmítka obsahující umělé okvěti, láhev s tekutinou (cukrová voda nebo čistá voda) a lampu s nasazenými filtry, která poskytovala světelný disk kolem okvěti o určité vlnové délce. Krmítka byla umístěna v řadě v počtu čtyř. Ptáci přilétali ke krmítkům z volné přírody a pokud se napili tekutiny, kterou obsahovala láhev krmítka, tak byla jejich volba zaznamenána. Výsledky jsou založené na volbách kolibříka černobradého (*Archilochus alexandri*), protože zástupci tohoto druhu navštěvovali krmítka nejčastěji. V diskriminační úloze byly láhve jednoho nebo dvou krmítek naplněných vodou, zatímco zbylé obsahovaly cukerný roztok. Příkladem jednoho experimentu z mnoha je diskriminace světla o hodnotě 590 nm (S+, oranžová) od 620 nm (S-, červená). Dvě krmítka ukazovala tréninkovou vlnovou délku

(S+) a dvě testovou vlnovou délku (S-). Pozitivní a negativní podněty se v řadě krmítek střídaly a během trénování i testování se pozice těchto podnětů prohazovaly. Výsledky naznačují, že si kolibříci dokážou snadno asociovat oranžovou barvu s odměnou a krmítka s pozitivním signálem měla návštěvnost okolo 90 %. Další příklad experimentu, ve kterém bylo krmítko obsahující cukrovou vodou asociováno se světlem o 546 nm (zelená) a krmítka s vodou asociováno se světlem o 640 nm (červená) a naopak, přináší podobné výsledky. Ptáci si asociovali zelenou s odměnou stejnou rychlostí jako červenou. Z výsledků také vyplývá, že během prvních 2,5 hodin si ptáci snadno asociovali cukrový roztok se dvěma pozicemi krmítek obsahující cukrovou vodu. Podobně jako výše zmíněné experimenty byla vedena série experimentů testující diskriminaci světél o různých vlnových délek. Tréninkové hodnoty byly 620 nm (červená), 590 nm (oranžová), 546 nm (zelená) a 480 nm (modrá). Pokud měli ptáci diskriminovat červené světlo s různými sousedícími červenými a oranžovými odstíny, jejich výkon byl velmi dobrý. Diskriminace vůči zelené byla také velmi výrazná. Naopak, diskriminace červené od modré (480 nm) nebo modro-zelené (510 nm) byla pro ptáky obtížnější, jakoby měli kolibříci určitou tendenci plést si barvy z opačných konců spektra. Pro oranžovou tréninkovou barvu (590 nm) byla diskriminace okolních barev přesnější než pro červenou, obzvláště na straně krátkých vlnových délek. Diskriminace je tak asymetrická. Odlišení zelené bylo výrazné, zatímco diskriminace modré od oranžové byla pro ptáky obtížnější, přestože ne v takové míře jako od červené. Pro zelenou tréninkovou barvu (546 nm) byla diskriminace okolních barevných odstínů opět asymetrická, odstíny s delší vlnovou délkou byly pro ptáky lépe odlišitelné než odstíny s kratší vlnovou délkou. Diskriminace od červené byla velmi dobrá a ptáci měli opět problémy s modrou barvou, opět v menší míře než diskriminace modré a červené. Pokud byli ptáci trénováni s modrou barvou (480 nm), byli schopni ji odlišit od zelené a tato diskriminace byla lépe naučena než diskriminace, ve které byla zelená tréninkovou barvou a modrá testovou. Diskriminace modré od červené byla naopak zhoršená a tento výsledek potvrzuje trend, že ptáci špatně rozlišují barvy na opačných stranách spektra. Výsledky nakonec potvrzují, že zelená barva je stejně rychle asociována s odměnou jako červená. Tato práce tedy podporuje tvrzení, že kolibříci jsou schopni se naučit spojovat si s nektarem jakoukoliv barvu, včetně modré.

Další poznatky od diskriminaci barev u kolibříků přináší práce Meléndez-Ackermana et al. (1997). Jedním z cílů této studie bylo zjistit, zda mohou v přírodě pozorované preference pro barvu být nahrazeny zkušeností s vyšší odměnou. Testování probíhalo v experimentálním prostředí, které velmi připomínalo přirozené podmínky. V experimentu byly použity dva druhy rostlin rodu *Ipomopsis*, které se liší v barvě květu, tvaru okvětí a objemu nektaru, který mohou jednotlivým kolibříkům poskytnout. Druh *I. aggregata* má červené květy, širší okvětí a větší objem vyprodukovaného nektaru. Naopak *I. tenuituba* má květy bílé, okvětí užší a obsah nektaru je o třetinu menší než u *I. aggregata* (Meléndez-Ackerman 1997). S rostlinami bylo experimentálně manipulováno tak, že rostliny s bílými květy obsahovaly 2 µl cukerného roztoku, který byl do květu umístěn pomocí injekční stříkačky. Naopak z červených květů byl veškerý nektar odstraněn. Testování byli tři samci kolibříka šestibarvého

(*Selasphorus platycercus*) a jeden samec kolibříka rezavolesklého (*Selasphorus rufus*). Bílé květy tak byly v tomto případě pozitivním podnětem a červené negativním. Ptáci byli jednotlivě vypuštěni do voliéry, kde mohli navštívit 25 květů v jedné sadě. Rostliny byly náhodně umístěny v dírkovaném panelu. Každý kolibřík prošel pěti sadami a celkově navštívil 125 květů. Z výsledků vyplývá, že se kolibříci rychle naučili preferovat bílé květy před červenými. Tento experiment přináší významné výsledky, neboť se dlouho předpokládalo, že kolibříci mají vrozenou preferenci pro červenou barvu. Ale chování těchto ptáků indikuje, že si mohou s pozitivním podnětem spojit jakoukoliv barvu.

V dalším experimentu autoři studovali, jak barvy podnětů a jejich pozadí mohou ovlivnit rychlost diskriminačního učení (Gamberale-Stille a Guilford 2003). Subjektem byla kuřata, která procházela stezkou umístěnou v experimentální aréně a pátrala po kořisti v miskách umístěných podél této stezky. Podnětem byly barevné papírové šálky přilepené na kruhový kus barevného papíru, který hrál roli pozadí. Odměnou bylo komerční krmivo pro kuřata a trestem stejná potrava namočená do 3% roztoku chininu. Kousky potravy byly vloženy do šálků. Ptáci byli rozděleni do čtyř skupin. První skupina měla červené šálky na modrém pozadí (S^+) a modré šálky na červeném pozadí (S^-). Ptáci v této skupině se mohli učit buď podle barvy šálku nebo podle barvy pozadí. Druhá skupina dostala modré šálky na modrém nebo na červeném pozadí jako S^+ a červené šálky na modrém pozadí jako S^- . Tato skupina kuřat se mohla učit jen podle barvy šálku. Třetí skupina dostala červené nebo modré šálky na modrém pozadí jako S^+ a modré šálky na červeném pozadí jako S^- . Ptáci se v této skupině mohli učit podle barvy pozadí. A nakonec čtvrtá skupina dostala červené šálky na červeném pozadí nebo modré šálky na modrém pozadí jako S^+ a modré šálky na červeném pozadí jako S^- . Kuřata zde mohla k učení použít jen kontrast. Pozitivní a negativní podněty byly během diskriminace v poměru 3:1 ($S^+ : S^-$), aby ptáci byli déle motivováni účastnit se úlohy. Učení probíhalo v deseti lekcích. Poté byla kuřata testována. V tomto testu každá druhá miska obsahovala pozitivní podnět a veškerá potrava byla jedlá. Tento test umožnil zjistit úroveň učení během diskriminace a podle kterého podnětu se ptáci učili. Kuřata ve skupině 1 se mohla učit jak podle barvy kuželu nebo podle barvy pozadí. Aby bylo možné zjistit, kuřata z této skupiny prošla ještě testem, ve kterém byl pozitivní červený kužel na modrém pozadí a negativní podnět byl červený kužel na červeném pozadí. Pokud ptáci během učení použili podnět barvu pozadí, v tomto dodatečném testu by stále oba podněty rozlišovali. Z výsledků vyplývá, že ptáci, kteří mohli použít barvu kužele se úlohu naučili rychleji než ti, kteří používali barvu pozadí nebo kontrast. V případě, kdy barva šálku i pozadí určuje výsledek stejně, ptáci se raději učili podle barvy šálku. Je proto pravděpodobné, že barva šálku byla pro ptáky více nápadným podnětem a zastínila tak informaci, kterou poskytovala barva pozadí. Nakonec, pokud ptáci mohli k učení použít jen barvu pozadí, diskriminaci se naučili, ale učení bylo pomalejší ve srovnání s učením podle barvy šálku.

Jak může být barevná diskriminace ovlivněna prostředím, ve kterém ptáci vyrůstají, se snaží najít odpověď práce Miklosi, Gonda et al. (2002). V experimentu byla použita týden stará kuřata. Ptáci byli před experimentem umístěni do dvou různých prostředí. Buď byly stěny jejich domovské klece a

zásobníky na vodu šedé a potrava (komerční krmivo pro kuřata) měla hnědou (standardní) barvu. Nebo byly veškeré předměty i peří kuřat nabarvené modře a v určité podmínce byla nabarvena i potrava. Vznikly tak čtyři skupiny, kontrolní, „vše modré“, „modré jídlo“ (standardní podmínky, jen potrava měla modrou barvu) a „modrý svět“ (vše modré, ale potrava měla standardní hnědou barvu). Podnětem byly malé kónické kontejnery, které měly na sobě natištěný vzor složený z malých obdélníků. Pozitivní podněty měly 30 % těchto obdélníků zbarvených oranžovou nebo modrou barvou a obsahovaly komerční potravu pro kuřata, negativní podněty byly šedé a prázdné. Kuřata byla umístěna do experimentální arény, kde byly umístěny čtyři pozitivní a čtyři negativní podněty. Kuřata diskriminovala modré podněty od šedých, s jedinou výjimkou, kterou tvořila skupina „vše modré“, kde polovina ptáků diskriminovala oranžové podněty a polovina modré. Diskriminační učení proběhlo během čtyř tréninkových lekcí. Z výsledků vyplývá, že diskriminace modrých podnětů byla lepší u kuřat, která vyrostla v modrém prostředí nebo měla modrou potravu. Kuřata ve skupině „modré jídlo“ diskriminovala hůře než skupina „modrý svět“. Přestože kuřata ze skupiny „vše modré“ vyrůstala v prostředí, kde kontakt byl minimální kontakt s oranžovou barvou, byla schopna diskriminovat oranžové podněty od šedých. Výsledky tak naznačují, že prostředí ovlivňuje diskriminační schopnosti kuřat. Největší vliv mělo samotné prostředí, protože kuřata, která se setkala jen s modrou potravou, diskriminovala o něco hůře než kuřata, která žila v modrém prostředí.

Diskriminační učení je závislé na pozitivním posilování, protože jakmile není odměna dostupná, reakce k podnětu rychle vymizí. Počáteční předpoklad by měl být, že odměna nemůže mít žádný negativní efekt na diskriminační učení. Efekt odměny na podněty prezentované těsně za pozitivním podnětem byly studovány v následujícím experimentu (Boneau et al. 1965). V experimentu byli použiti dva holubi trénovaní a testovaní v zatemněné operantní komoře s jedním tlačítkem. Každý holub se účastnil jen jednoho diskriminačního problému. První úloha spočívala v náhodné prezentaci 10 vlnových délek v rozsahu od 530 do 539 nm (v krocích po 1 nm), přičemž občas odměňované hodnoty byly v rozsahu 535 - 539 nm. V druhé úloze bylo prezentováno 11 vlnových délek a pozitivním podnětem byla jen hodnota 535 nm. I v tomto případě byla reakce na pozitivní podnět odměňována jen občas. Každý pták prošel přibližně 100 000 koly, přičemž pravděpodobnost odměny byla typicky dvakrát až třikrát během 100 kol. Efekt odměny byl demonstrován srovnáním výkonu v kole okamžitě předcházející odměnu s kolem, který odměnu okamžitě následuje. Tímto srovnáním se projevila výrazná změna reakce v kole po odměně, kde byla vyšší pravděpodobnost reakce ke všem neodměňovaným podnětům. Výsledek ale není důsledkem zhoršení diskriminace, protože výkon holubů v druhém kole po odměně je srovnatelný s výkonem jednoho kola před odměnou. Tento efekt lze popsat jen jako změnu tendence v odpovídání za určitých podmínek.

Cílem další práce bylo analyzovat vliv různých tréninkových podmínek na diskriminační učení dvou dimenzí, barvy a velikosti (Hauf et al. 2008). Následně byla prozkoumána i generalizace těchto podnětů. Subjektem byla kuřata testovaná v dvou-komorové operantní komoře. Podněty byly předkládány ve dvojicích na misku s potravou a kuře muselo tento podnět posunout, aby dosáhlo k

odměně. Podnětem byly krychle, které se lišily velikostí nebo barvou (v rozshahu od modré k zelené). V každé dimenzi bylo pět krychlí, přičemž prostřední podnět byl totožný pro obě dimenze (S3). Během barevné diskriminace byla velikost udržována konstantní a stejně tak během diskriminace velikosti byla udržováno konstantní zbarvení. Během absolutního tréninku byl vždy odměňován podnět S3 v kombinaci s dalšími podněty, zatímco v relativním tréninku byl odměňován vždy větší (menší) nebo zelenější (modřejší) podnět (S3 byl opět kombinován s dalšími podněty). Kuřata byla rozdělena do čtyř experimentálních skupin: barva/absolutní trénink, velikost/absolutní trénink, barva/relativní trénink a velikost/relativní trénink. Během jednoho kola jim byla současně prezentována dvojice podnětů, přičemž pozitivní podnět byl posilován přístupem k potravě, proudem ohřátého vzduchu a mateřským voláním. Pokud si kuře vybralo negativní podnět, komora se okamžitě zatemnila a další kolo začalo po 15 sekundách. Kritérium učení bylo 70 % správných reakcí ve dvou tréninkových lekcích v řadě. Tréninkového kritéria dosáhla jen polovina kuřat v absolutní diskriminaci obou dimenzí. Naopak během relativní diskriminace dosáhla tohoto kritéria všechna kuřata v diskriminaci velikosti a větší část kuřat, která diskriminovala barvu. Tréninková procedura také ovlivnila rychlost učení a výsledky naznačují, že se kuřata učila rychleji v dimenzi velikosti během relativního než během absolutního tréninku. Učení barvy bylo v absolutním i relativním tréninku téměř totožné a kritéria učení bylo dosaženo ve stejnou dobu. Z výsledků tak vyplývá, že na rychlost učení má vliv jen relativní trénink a to jen v dimenzi velikosti.

6.2. Kontrast

Podněty kontrastující s pozadím by měly urychlovat učení, zlepšovat rozpoznání a prodlužovat dobu, po kterou je asociace zapamatována (Roper a Redston 1987). Tímto tématem se zabývá studie, která testuje samostatné efekty kontrastu kořisti vůči pozadí (Aronsson a Gamberale-Stille 2009). Testována byla několik dní stará kuřata. Podnětem byla usmrcená larva potměníka moučného (*Tenebrio molitor*), umístěná na barevném papírovém pozadí. Použity byly buď hnědě nabarvené larvy (S^+) nebo červeně nabarvené larvy (S^-). Červené larvy mohly být buď uniformně zbarvené nebo se dvěma černými proužky. Do obou červených typů larev byl injikován 3% roztok chininu a larva byla navíc namočená v hořké látce Mentholatum. Kuřata pak byla rozdělena do dvou skupin. Ptáci v první skupině vyhledávali larvy na hnědém pozadí a v druhé na červeném pozadí. Pak byly obě skupiny rozděleny na další dvě, celkem tak vznikly čtyři experimentální skupiny: hnědé pozadí/červená kořist, hnědé pozadí/červená proužkovaná kořist, červené pozadí/červená kořist a červené pozadí/červená proužkovaná kořist. Kuřata se nejdříve naučila samostatně prohledávat arénu, ve které bylo 16 kruhových misek. V těchto miskách byly prezentovány podněty. Experiment se skládal ze dvou částí, nejdříve z averzního učení a pak z generalizačního testu. Během diskriminačního testu měla polovina misek pozitivní podnět (hnědá larva) a polovina měla negativní podnět (červená nebo červená proužkovaná larva). Během testu nebyly více než dva S^+/S^- podněty v řadě za sebou. Během pokusu bylo zaznamenáváno, kolikrát kuře na larvu „zaútočilo“ (klovlo nebo sežralo). Pokus skončil, když

kuře prošlo všech 16 misek. Kuřata klovala do červené larvy již při prvním setkání s tímto podnětem, proto lze vyvrátit, že byl experiment ovlivněn neofobií. Výsledky podpořily domněnku, že kontrast mezi barvami kořisti a podkladu bude hrát při učení významnou roli. Kuřata, která se měla učit odmítat červené larvy na hnědém pozadí se úlohu naučila mnohem rychleji než skupina s červeným pozadím. Z experimentu tedy vyplývá závěr, že kontrast učení významně urychluje.

Ale v přirozeném prostředí může nastat situace, kdy pták nemá příliš mnoho času na rozhodování, ať už z důvodu kompetice nebo obavy z predace. Zda kontrast může ptákům pomoci i ve stresujících podmínkách je testováno v experimentu, který do diskriminační úlohy zahrnul kompetici (Gamberale-Stille 2001). Predátorem byla opět několik dní stará kuřata. Ptáčata seznámena s živou kořistí byla umístěna do experimentální arény, ve které jim byly nabídnuty podněty. Pozitivní podnět byl pátý instar larvy plošnice *Graptostethus servus*, která je šedá a pro kuřata jedlá. Negativním podnětem byla aposematická larva, *Tropidothorax leucopterus*, která má jasně oranžovo-červený vzhled a pro kuřata je nechutná. Učení probíhalo ve dvou kolech, přičemž podněty byly kuřatům nabízeny jeden po druhém a ptáci měli tři minuty na to, aby zaútočili. Kuřata byla trénována i testována po dvojicích. Dno Petriho misek bylo vyplněno bílým nebo oranžovo-červeným papírem, který představoval různé kontrastní pozadí. Poslední den tréninku bylo do experimentální arény vloženo osm Petriho misek, které byly seřazeny ve dvou řadách. Každá druhá miska obsahovala bílé pozadí a zbytek měl pozadí oranžovo-červené. Během pokusu bylo kuře testováno se společníkem, který byl buď velmi hladový (kompetitivní) nebo málo hladový (málo kompetitivní). Kuřata byla rozdělena do čtyř skupin: nízká kompetitivnost/slabý kontrast, nízká kompetitivnost/výrazný kontrast, vysoká kompetitivnost/slabý kontrast a vysoká kompetitivnost/výrazný kontrast. Kořist byla v Petriho miskách a to buď na bílém papíru (vysoký kontrast) nebo na oranžovo-červeném papíru (nízký kontrast). V aréně byly čtyři larvy *G. servus* (S^+) a čtyři larvy *T. leucopterus*, (S^-) každá zvlášť v jedné Petriho misce. Kuřata mohla procházet arénou po dobu pěti minut a byl zaznamenáván čas, ve kterém kuřata zaútočila na první larvu *G. servus* a *T. leucopterus*. Z výsledků vyplývá, že se kuřata ve všech skupinách naučila odmítat aposematickou larvu *T. leucopterus* a na tuto larvu útočila méně než na jedlou larvu *G. servus*. Pokud byla aposematická larva na červeno-oranžovém pozadí, ptáci z obou skupin (kompetitivní i nekompetitivní skupiny) na ni útočili více. Naopak, bílé pozadí velmi snížilo snahu ptáčat útočit na larvu *T. leucopterus*. Byl i zaznamenán rozdíl mezi skupinami, kompetitivní skupina útočila na *T. leucopterus* mnohem častěji. Tento experiment přinesl důkaz o výhodách nápadného kontrastu mezi aposematikem a pozadím. Kuřata před útokem na aposematickou larvu na kontrastním pozadí často váhala a také dělala mnohem méně chyb. Jsou dvě hypotézy, které tento jev mohou vysvětlit. Za první, kuřata aposematika na kontrastním pozadí dříve odliší od jedlé kořisti a tím udělají méně chyb. A za druhé, aposematik vysílá predátorovi z kontrastního pozadí mnohem silnější signál o své nejedlosti. Nejpravděpodobnější interpretace je, že platí obě hypotézy. Vysoký kontrast mezi kořistí a pozadím ovlivní schopnost ptáčat rozpoznat aposematickou kořist a fakt, že aposematik vysílá na kontrastním pozadí mnohem silnější signál, umožňuje lepší rozpoznání nechutné kořisti.

V dalším experimentu autoři studovali, jak barvy podnětů a jejich pozadí mohou ovlivnit rychlost diskriminačního učení (Gamberale-Stille a Guilford 2003). V experimentu byla testována kuřata, která procházela kruhovou stezkou v experimentální aréně. Jako podnět byly použity barevné šálky, které byly přilepené k barevnému pozadí. Používaly se čtyři kombinace těchto podnětů: modré šálky na červeném nebo modrém pozadí a červené šálky na modrém či červeném pozadí. Pokud šálek představoval pozitivní podnět, obsahoval kousky komerčního krmiva pro kuřata. Pokud představoval negativní podnět, byly tyto kousky potravy namočené v chininu. Ptáci byli rozděleni do čtyř skupin přičemž každá diskriminovala jiné kombinace barev šálků a jejich pozadí (podrobnosti viz. kapitola 6.1). Z hlediska kontrastu je významná skupina ptáků, která diskriminovala červené šálky na červeném pozadí nebo modré šálky na modrém pozadí od modrých šálků na červeném pozadí. Tito ptáci mohli k učení použít jen kontrast. Z výsledků vyplývá, že kuřata v této skupině se učila velmi pomalu a učení se nelišilo od náhody. Lze tak vyvodit závěr, že se ptáci tuto úlohu nenaučili a tudíž kontrast nevystupoval jako samostatný podnět, podle kterého by se ptáci mohli řídit během učení.

6.3. Symboly a vzory

Diskriminace jednoduchých symbolů byla využita v experimentu, ve kterém se autoři pokouší objasnit, jak signál a míra negativního posilování může ovlivnit diskriminační učení a následnou generalizaci (Lindstrom et al. 2006). Subjektem byly sýkory koňadry (*Parus major*), které byly testovány v experimentálním prostředí „novel world“. Podnětem byly dva k sobě přilepené čtverce papíru 1 x 1 cm, mezi které byl vložen kousek mandle. Pozitivní podnět měl na vnějších stranách natištěný symbol křížku a ukrytá mandle byla jedlá. Negativní podnět obsahoval kousek mandle namočený v roztoku chininu a nesl jeden z nápadných symbolů, buď čtverec nebo asymetrickou hvězdu (dále jen hvězdu). Mandle mohla být namočená v koncentrovanějším roztoku a tím vysoce nejedlá nebo namočená v méně koncentrovaném roztoku a tím mírně nejedlá. Ptáci se před samotným experimentem museli naučit otevírat takto vytvořenou umělou kořist, která ale nenesla žádný symbol. V samotné diskriminační úloze sýkory jednotlivě prohledávaly experimentální voliér, ve které bylo vždy rozmístěno 100 jedlých a 100 nejedlých kořistí a mohly otevřít jen 30 kořistí. V experimentu bylo testováno devět skupin ptáků. Ptáci buď obdrželi hvězdy, čtverce nebo oba nápadné symboly a stejně tak se mohla měnit nejedlost, která buď byla mírně nejedlá, více nejedlá nebo kombinace obou. Pokud byly v experimentální skupině přítomny oba symboly, byly v rovnocenném poměru 50:50. Podobně byla v rovnocenném poměru mírná a vysoce nejedlá kořist, pokud se v experimentu vyskytovaly společně. Z výsledků srovnání diskriminací čtverce a hvězdy od křížků vyplývá, že hvězda byla mnohem efektivnějším signálem než čtverec. Symbol hvězdy byl lépe diskriminován i v případě, kdy se ve voliéře vyskytoval společně se symbolem čtverce. Změna signálu neovlivnila diskriminaci nápadnějšího symbolu, ale navíc zlepšila diskriminaci slabšího. Naopak míra trestu ovlivnila diskriminaci opačným způsobem. Více nejedlá kořist byla více odmítána jen v případě, že byla míra nejedlosti neměnná. Pokud byla ve voliéře přítomna kořist mírně i více nejedlá, byly

nápadné podněty odmítány stejně jako v případě kořisti, u které se neměnila míra nejedlosti. Z výsledků tak vyplývá, že jak signál, tak míra trestu má vliv na diskriminaci jednoduchých symbolů.

V dalším experimentu se autoři snaží objasnit otázku, jak předchozí zkušenost predátora může ovlivnit diskriminační učení (Lindstrom et al. 2001). Predátorem byla sýkora koňadra (*Parus major*) a jako kořist byly použity dva slepené čtverečky papíru, na kterých byl natištěn příslušný symbol a mezi které byly vloženy kousky mandlí. Symbol křížku představoval pozitivní podnět a kousky mandle byly jedlé. Symboly překříženého vyplněného čtverce a vyplněného čtverce představovaly negativní podnět a kousky mandle byly namočené v roztoku hořkého chininu. Sýkory nevykazovaly preference pro žádný z těchto symbolů a symboly spojené s negativními podněty byly nápadnější než kryptické. Ptáci byli testováni v experimentálním designu „novel world“. Sýkory byly rozděleny do dvou skupin, které se lišily podle zkušenosti s podnětem. V první skupině byli nezkušení ptáci, kteří se učili ve svých domovských klecích otevírat kořist, která neměla natištěný symbol. Tito ptáci by neměli vykazovat žádnou počáteční averzi vůči aposematické kořisti a měli by jíst aposematickou kořist podle její nápadnosti. Naopak v druhé skupině byli zkušení ptáci, kteří se učili otevírat kořist s natištěným symbolem křížku. Obě tyto skupiny byly podrozděleny podle nápadného symbolu, který měly diskriminovat vůči křížku. V samotném experimentu bylo 20 jedlých kryptických kořistí a 20 nejedlých kořistí. Ptáci mohli sníst 15 kořistí a stejná procedura byla zopakována v pěti dnech za sebou. Nejdříve byly zaznamenány počty jednotlivých kořistí během prvních pěti kol a výsledky z tohoto srovnání naznačují, že v této době zkušenost hrála roli. Zatímco zkušenost s kryptickou kořistí snížila konzumaci více nápadného signálu, konzumaci méně nápadného symbolu neovlivnila. Celkové výsledky experimentu naznačují, že nápadnost signálu a předchozí zkušenost ovlivňují učení. Ptáci se nenaučili diskriminaci méně nápadného signálu od kryptického a zkušenost v tomto případě nehrála roli. Naopak, diskriminace více nápadné kořisti byla pro ptáky jednodušší a výsledky naznačují, že zkušenost v tomto případě byla významným faktorem. Z výsledků vyplývá, že pokud mají ptáci předchozí zkušenost s kryptickou kořistí, tak nápadná kořist benefituje z této znalosti v počátečních fázích učení a je tak lépe chráněna i nadále.

Jednoduché, monochromatické symboly byly použity jako podněty v experimentu, který probíhal v experimentálním designu nazvaném „novel world“ (Ihalainen et al. 2007). Podobně jako v předchozím experimentu byly predátory sýkory koňadry (*Parus major*) a podnětem byly čtverečky papíru ukrývající mandli, která byla buď jedlá nebo nejedlá (ošetřená chininem). Jediný rozdíl byl v použitých aposematických symbolech, které symbolizovaly čtverce nebo kosočtverce. Mandle mohly být neošetřené nebo namočené ve více koncentrovaném roztoku chininu (nejedlá kořist) nebo v méně koncentrovaném roztoku (mírně nejedlá kořist). Sýkory jsou schopné vnímat tuto koncentraci podle chuti, protože koncentrovanější roztok chininu má více hořkou chuť. Ptáci se nejprve v domovských klecích učili manipulovat s umělou kořistí a pak se seznamovali s experimentálním prostředím, ve kterém vyhledávali rozmístěnou kořist. Výsledky testu preference a nápadnosti naznačují, že ptáci nemají vrozenou preferenci pro žádný z aposematických symbolů a že jsou tyto symboly pro sýkory

více nápadné než křížky. V experimentu byly použity dva základní typy diskriminační úlohy, v jednom typu byl negativním podnětem jen jeden signál, v druhé byl negativním podnětem jak čtverec, tak kosočtverec (oba symboly rovnoměrně zastoupeny). Úroveň nejedlosti byla mírná, vysoká nebo obojí. V případě smíšené nejedlosti, polovina kořisti byla více nejedlá a další polovina byla mírně nejedlá. Mohlo tak vzniknout šest experimentálních skupin, které jsou zobrazené na obrázku č. 3.

Unpalatability / signal	Invariable (one signal)		Variable (both signals)	
Moderate	Treatment 1 100 mo + 100 cr ■ ×		Treatment 4 50 mo + 50 mo + 100 cr ■ ■ ×	
	Treatment 2 50 hi + 50 mo + 100 cr ■ ■ ×		Treatment 5 25 hi + 25 mo + 25 hi + 25 mo + 100 cr ■ ■ ■ ■ ×	
Mixed (moderate and high)	Treatment 3 100 hi + 100 cr ■ ×		Treatment 6 50 hi + 50 hi + 100 cr ■ ■ ×	
High				

Obrázek 3 - Přehled experimentálních skupin a počet jednotlivých typů kořistí. Tři skupiny nejedlé kořisti, mírně nejedlá (moderate), smíšená (mixed) a vysoce nejedlá (high) a dvě skupiny předložených kořistí - buď kryptický a jeden aposematický symbol nebo kryptický a oba aposematické. Převzato z Ihalainen et. al (2007).

Ve voliérě s kryptickým pozadím bylo rozmístěno 200 umělých kořistí, z nichž byla polovina jedlá a polovina nejedlá. Experiment skončil, když si sýkora vybrala 50 symbolů, které otevřela a ochutnala obsah. O týden později byli ptáci testováni v paměťovém testu, který probíhal obdobně jako učení, jen všechna kořist byla jedlá a ptáci obdrželi celkově 60 symbolů. Poměr aposematických a kryptických signálů byl zachován stejný jako v učícím kole. Z výsledků učení plyne, že mírně nejedlá kořist profitovala z přítomnosti s více nejedlou kořistí. To znamená, že učení bylo mnohem rychlejší, pokud byla přítomna vysoce nejedlá kořist. Naopak variabilita signálu neměla na učení žádný významný vliv, přestože test nápadnosti jasně prokázal, že ptáci zřetelně vnímají rozdíl mezi čtvercem a kosočtvercem. Celkové množství kořistí s nápadným symbolem tak bylo velmi podobné, s výjimkou první skupiny, kde byl nápadný signál mírně nechutný a tím byl i častěji odebíráán. Srovnáním skupiny jedna a čtyři, ve kterých byla veškerá nápadná kořist mírně nejedlá, vyšel závěr, že změna signálu v tomto případě učení urychlovala. Paměťový test potvrdil význam efektu nejedlosti. Ptáci, kteří měli v učení jen mírně nejedlou kořist (skupiny 1-4) atakovali více signalizující kořisti než ptáci ze skupin se smíšenou nebo vysokou nejedlostí. V paměťovém testu ale již nebyl rozdíl mezi smíšeným a jednotným aposematickým signálem. Celkový výsledek tohoto experimentu naznačuje, že diskriminace nápadných signálů, které mají kombinovaný symbol (čtverce a kosočtverce dohromady) od kryptického nemá významný vliv na učení, alespoň pokud jsou si tyto signály velice podobné. Významným vlivem se ale ukázala míra negativního posilování, protože mírně nejedlá kořist byla chráněna stejně účinně jako vysoce nejedlá, pokud se oba typy vyskytly společně. Mírně nejedlá kořist také získala větší benefit ze změny signálu. Nejméně výrazné učení tak bylo zaznamenáno ve skupině, kde byla aposematická kořist mírně nejedlá a měla uniformní signál.

Diskriminace může být ovlivněna faktem, že se významné podněty mohou vyskytovat v zájemné blízkosti. Zvyšuje se tím intenzita signálu a učení by mělo být rychlejší a efektivnější. Tato hypotéza byla testována v experimentu, který se snaží napodobit podmínky vzniku aposematické kořisti

(Alatalo a Mappes 1996). Sýkory koňadry (*Parus major*) se setkaly s uměle vytvořenou kořistí složenou z kousku slámy naplněné tukem. Ke koncům stébla byla připevněna papírová „křídla“, na kterých byl natištěn monochromatický symbol - kříž nebo černě vyplněný čtverec. Pokud byla kořist nechutná, byl tuk znehodnocen přidáním chininu. Sýkory byly rozděleny do čtyř skupin. Pozadí v experimentální voliére bylo buď z křížů nebo ze čtverců a kořist byla prezentována buď soliterně nebo v agregaci (viz. obr. 4). V každém případě bylo 16 jedlých kryptických kořistí (symboly souhlasily s pozadím), osm nejedlých kryptických kořistí a osm nejedlých aposematických kořistí (symboly nesouhlasily s pozadím). Experiment probíhal ve třech kolech.

		Type of dispersion	
		Solitary prey	Aggregated prey
Background	+	palatable 16x1	palatable 4x4
		unpalatable 8x1	unpalatable 2x4
		aposematic 8x1	aposematic 2x4
	■	palatable 16x1	palatable 4x4
		unpalatable 8x1	unpalatable 2x4
		aposematic 8x1	aposematic 2x4

Obrázek 4 - Sýkory mohly vyhledávat kořist na pozadí („Background“) vytvořeného z křížků nebo z vyplněných čtverců. Tyto dvě hlavní skupiny se nadále dělily podle toho, jestli byla kořist prezentována jednotlivě („Solitary prey“) nebo ve skupinách („Aggregated prey“). Převzato z Alatalo a Mappes 1996

Z výsledků plyne, že pokud byla kořist agregovaná, sýkory opustily nejedlé skupiny po ochutnání první kořisti. V tomto případě byl nápadný signál výhodou. Naopak, pokud se kořist vyskytovala jednotlivě, nápadnost signálu byla zpočátku znevýhodněna. Chování sýkor tak podpořilo hypotézu, že agregovaná kořist vysílá signál o větší intenzitě a učení je signifikantně rychlejší.

















Symbols mohou být diskriminovány i jako trojrozměrné objekty. Ve srovnávací studii diskriminačních úloh mezi různými dimenzemi podnětů byli testováni krkavci velcí (*Corvus corax*) (Range et al. 2008). Ptáci diskriminovali podněty v dimenzích barvy, velikosti, tvaru a pozice. Podněty byly prezentovány současně a po dvojicích (details v kapitole 6.1), přičemž v diskriminaci tvaru ptáci vybírali mezi hliníkovým srdcem nebo čtvercem. Oba podněty byly stejně velké, ale srdce mělo menší objem. Všichni ptáci, kteří se účastnili této úlohy již prošli diskriminací barvy, takže měli určité zkušenosti s experimentální procedurou. Odměnou byla porce tvarohu, která byla asociována s pozitivním podnětem. Pozice obou podnětů byly náhodně střídány, přičemž žádný podnět se neobjevil více jak třikrát na jedné straně za sebou. Po dosažení kritéria (viz. kapitola 6.1) ptáci ještě prošli obrácenou diskriminací (reversal discrimination). Z výsledků vyplývá, že se ptáci tuto úlohu naučili stejně rychle jako diskriminaci barvy nebo velikosti, protože kritéria dosáhli za stejný počet kol. Tato úloha se ale lišila v počtu chyb od barevné diskriminace. Získání obrácené diskriminace bylo pro

tvárovou úlohu obtížné, což je srovnatelné s výsledky z barevné diskriminační úlohy. Výsledky tak naznačují, že diskriminace tvaru není obtížnější ve srovnání s diskriminací barvy, ale je méně přesná.

Experiment (Terhune 1977), který přináší odpověď na otázku, podle čeho by ptáci mohli diskriminovat komplexní vzory, byl proveden se sojkami křovinnými (*Aphelocoma coerulescens*). Sojky, které byly odchycené ve volné přírodě, se učily v operantní komoře klovat na víčko zásobníku s jídlem. Pak se ptáci učili diskriminační úlohu, ve které byl pozitivním podnětem malý obdélník, který byl fialový a obsahoval dva pruhy. Negativním podnětem byl velký, modrý obdélník s třemi pruhy. Oba podněty byly umístěné na víčka zásobníků potravy. Pokud byl na víčku negativní podnět, potrava byla znechucena 5-30% roztokem hořkého chininu nebo byl zásobník prázdný. Potrava spojená s pozitivním podnětem byla namočená v čisté vodě (aby se vizuálně neodlišovala od potravy nasáklé chininem). Ve chvíli, kdy se ptáci naučili negativní podnět účinně odmítat, byli testováni. V testu se setkali s modelem a se třemi jemu velmi podobnými podněty. První se od modelu odlišoval ve velikosti (malý, modrý, tři pruhy), druhý v barvě (velký, fialový, tři pruhy) a třetí ve vzoru (velký, modrý, dva pruhy). Test měl prokázat, jak tyto tři modifikované podněty připomínají model S⁻. Pokud byl nějaký z těchto podnětů odmítán, znamenalo to, že mu ve shodném aspektu připomíná model. Výsledky prokázaly, že sojky považovaly podnět lišící se od modelu v barvě (velký, fialový, tři pruhy) za pozitivní, a proto byl vybírán nejčastěji. To naznačuje, že ptáci se v komplexních podnětech spíše orientují podle barvy. Tři sojky využívaly k naučení této úlohy jen barvu (všechny měly jako trest prázdný zásobník), další se úlohu naučila pomocí barvy a velikosti podnětu (trestem byl nejdříve 10% a pak 30% roztok chininu) a poslední použila barvu a vzor. Tento experiment naznačuje, že pokud se pták setká s komplexním podnětem, který má rozlišovat, učí se nejvíce podle podnětu „barva“. V této úloze také hrála roli míra trestu. Tři sojky, které diskriminovaly stejným způsobem (jen podle barvy), měly stejnou úroveň trestu (prázdný zásobník). Je proto možné, že tento silný trest je donutil diskriminovat co nejrychleji a vybrat si podnět, podle kterého se jim bude učit nejlépe. Tuto domněnku podporuje i fakt, že chinin není pro sojky příliš silným trestem (např. u jedné sojky musel být roztok zvýšen až na 50 %, aby se začala učit). Jedinou výjimkou je sojka č. 6, která měla jako trest prázdný zásobník, ale učila se podnět podle všech rysů podnětu (barvy, velikosti i vzoru). Je tedy možné, že odolnost vůči chininu může být u ptačích druhů velmi variabilní, protože u jiných druhů (např. kuřata, sýkory koňadry) k dostatečnému averzivnímu učení stačí mnohem nižší koncentrace (Ham et al. 2006; Miklosi et al. 2002). Je nutné podotknout, že počet testovaných jedinců byl velmi malý a protože se jedná o dospělé divoké ptáky, je těžké odhadnout, jaké mají předchozí zkušenosti.

Výše zmíněné výsledky podporuje další studie, která se snaží odhalit, podle kterých elementů komplexních vzorů se ptáci učí tyto vzory rozlišovat (Aronsson a Gamberale-Stille 2008). Byla testována několik dní stará kuřata, která byla rozdělena do dvou skupin. První skupina rozlišovala šedý obdélník od tyrkysového, na kterém byly natištěny černé proužky a druhá skupina rozlišovala šedý obdélník od tyrkysového, na kterém byly černé tečky (viz obr. 5). Kořist představovala půlka larvy

potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) položená na podnět a obojí bylo umístěno do Petriho misky. Larvy potemníka prezentované s negativním podnětem byly pokapány hořkým chininem.

Discrimination learning with seven trials	Generalization test with all prey palatable	
<p>Group 1 (N = 29)</p> <p>S+ S-</p>   <p>16 16</p>	Subgroup	16 + 16
	1A (N = 10)	 
	1B (N = 10)	 
	1C (N = 9)	 
<p>Group 2 (N = 28)</p> <p>S+ S-</p>   <p>16 16</p>	Subgroup	16 + 16
	2A (N = 9)	 
	2B (N = 9)	 
	2C (N = 10)	 

Obrázek 5 - Kombinace podnětů, které kuřata diskriminovala (levý sloupec) a pak generalizovala (pravý sloupec). Diskriminace byla vždy mezi šedým obdélníkem a tyrkysovým, který nesl vzor. Ptáci byli rozděleni do šesti skupin a v každé skupině generalizovali jinou dvojici podnětů. První podnět z dvojice byl vždy shodný s pozitivním podnětem v diskriminaci, ale druhý se od původního negativního podnětu lišil. Převzato z Aronsson a Gamberale-Stille 2008

Do experimentální arény pak bylo umístěno 32 takových misek s rovnoměrně rozmístěnými pozitivními a negativními podněty. Kuřata touto arénou procházela a kolo skončilo, když kuře minulo 32. misku. Takových kol bylo v celém experimentu sedm. V obou skupinách mohla kuřata použít jako podnět buď barvu (azurová S^- / šedá S^+), vzor (přítomnost S^- / nepřítomnost S^+) nebo kombinace barvy a vzoru. Výsledky ukazují, že největší míra učení byla zaznamenána mezi prvním a druhým kolem. Mezi těmito koly byl signifikantní rozdíl u obou skupin a od druhého kola se učení blížilo k asymptotě a tudíž nebyl žádný významný rozdíl mezi druhým a sedmým kolem. Diskriminační učení probíhalo stejně bez ohledu na to, jestli měla k dispozici negativní podnět s proužky nebo tečkami. Výsledky, později podpořené generalizačním testem naznačují, že kuřata primárně diskriminují kořist na základě barvy a ne vzoru, pokud oba podněty stejně dobře predikují výsledek. Tuto hypotézu podporují výsledky dalších experimentů provedených na pěvcích (Svadova et al. 2009; Terhune 1977).

Jakým způsobem ovlivňuje vzor diskriminační učení byla jedna z mnoha otázek, které si kladli autoři dalšího experimentu (Aronsson a Gamberale-Stille 2009). Testována byla kuřata, která prohledávala nabarvené larvy potemníka moučného (*Tenebrio molitor*) umístěné na barevném papírovém pozadí. Larvy byly nabarvené buď hnědě (S^+) nebo červeně (S^-). Červené larvy mohly být buď uniformně zbarvené nebo se dvěma černými proužky. Do obou červených typů larev byl injikován roztok chininu a larva byla navíc namočená v hořké látce Mentholatum. Kuřata byla rozdělena do čtyř skupin podle barvy pozadí (hnědě/červené) a typu negativního podnětu (proužkovaná/neproužkovaná). Ptáci procházeli experimentální arénou po stezce, podél které byly nabízeny podněty v 16 kruhových miskách. Během diskriminačního učení obsahovala polovina misek pozitivní podnět (hnědá larva) a polovina negativní podnět (červená nebo červená proužkovaná larva). Během testu nebyly více než dva S^+/S^- podněty v řadě za sebou. Během pokusu bylo zaznamenáváno,

kolikrát kuře na larvu „zaútočilo“ (klovlo nebo sežralo). Pokus skončil, když kuře prošlo všech 16 misek. Z výsledků vyplývá, že přítomnost vzoru (černé proužky) rychlost učení nijak neovlivnila. Jediný signifikantní efekt byl zjištěn v druhém kole, ve kterém kuřata odmítala červené larvy více než červené proužkované. To by mohlo naznačovat, že učení je v určité fázi procesu rychlejší u kořisti bez vzoru. Ptáci tak mohou vzor vnímat jen jako další barvu podnětu, která diskriminační učení spíše komplikuje než by jej urychlovala.

Zda v učení může hrát roli i symetrie vzoru je další významnou otázkou, kterou se snaží zodpovědět další experiment (Forsman a Merilaita 1999). Komplexní vzor symbolizoval umělý motýl, který byl vyroben z černého a červeného papíru. Pozitivním podnětem byl jednotně zbarvený černý motýl a negativním podnětem byl černý motýl s červenými tečkami. Nepodmíněným podnětem byly kousky potravy, buď namočené ve vodě nebo namočené v 5% roztoku chininu. Jako subjekt byla vybrána kuřata, která byla rozdělena do tří skupin. Skupiny se lišily v negativním podnětu. Pro první skupinu byl negativní podnět motýl s dvěma velkými červenými skvrnami, pro druhou motýl s dvěma malými červenými skvrnami a pro třetí skupinu asymetrický motýl s jednou velkou a druhou malou červenou skvrnou. Kuřata ze třetí skupiny se v experimentu setkala jak s levostrannými, tak s pravostrannými motýly. Diskriminace proběhla ve dvou lekcích, během kterých bylo na podlaze voliéry rozmístěno 45 párů motýlů (jeden jedlý, druhý nejedlý). Výsledky naznačují, že kuřata úspěšně diskriminovala symetrické vzory motýlů, ale naopak nebyla schopna diskriminovat motýly s asymetrickým vzorem. Je tedy pravděpodobné, že asymetrické vzory jsou hůře rozpoznatelné, zapamatovatelné a tím i hůře diskriminovatelné (Delius a Nowak 1982; Osorio 1996).

6.4. Velikost

Diskriminace velikosti se objevuje v experimentu, který testuje nejen rozdíly mezi diskriminací velikosti a barvy, ale také mezi absolutní a relativní diskriminací (Hauf et al. 2008). Absolutní diskriminace znamená, že je posilován konkrétní podnět (např. určitá barva). Naopak relativní diskriminace posiluje podnět, který si zachovává určitou vlastnost vůči ostatním prezentovaným podnětům (např. barevnější, větší apod.). Testována byla kuřata v operantní komoře, ve které jim byla prezentována dvojice podnětů. Podněty tvořilo pět jednobarevných krychlí, které se měnily ve velikosti (více viz. kapitola 6.1). Během absolutního tréninku byla vždy odměňována krychle střední velikosti a během relativního tréninku byla odměňována větší nebo menší krychle. Kuřata tak byla rozdělena do dvou skupin, jedna se učila absolutní diskriminaci a druhá se učila relativní diskriminaci, přičemž tato skupina byla ještě podrozdělena na dvě podle toho, jestli pozitivním podnětem byla menší nebo větší krychle. Kritérium učení bylo 70 % správných reakcí ve dvou za sebou jdoucích lekcích. Tohoto kritéria dosáhla jen polovina kuřat v absolutním tréninku, zatímco v relativním tréninku to byla všechna kuřata. Výsledky naznačují, že učení rozlišování podnětů, které se liší velikostí, je během relativní diskriminace rychlejší, ale za cenu nižší stability.

6.5. Závěry diskriminace

Z experimentů prezentovaných v této práci vyplývá, že diskriminace barev je pro ptáky jednoduchá úloha a že pro ně není problém asociovat si téměř jakoukoliv barvu s pozitivním i negativním podnětem (Goldsmith a Goldsmith 1979; Ham et al. 2006; MelendezAckerman et al. 1997). Výsledky diskriminací komplexních vzorů, které se mohou měnit v barvě, ve velikosti nebo v kontrastujícím vzoru naznačují, že hlavní podnět, podle kterého se ptáci diskriminují je barva (Aronsson a Gamberale-Stille 2008; Terhune 1977). Lze tedy očekávat, že barva bude pro ptáky nejjednodušší dimenzí, podle které mohou diskriminovat. Je totiž známo, že pokud ptáci musí diskriminovat podněty složené z více elementů, které pocházejí z různých dimenzí, učení o těžkém elementu je potlačeno přítomností jednoduchého elementu (Williams 1972). Přesto mohou být mezi jednotlivými barvami určité rozdíly. Například sýkory koňadry (*Parus major*) lépe diskriminovali žlutou od šedé než červenou od šedé (Ham et al. 2006) a kolibříci černobradí (*Archilochus alexandri*) se nenaučili diskriminovat modrou od červené a naopak (Goldsmith a Goldsmith 1979). Další výjimkou jsou barvy v UV oblasti, protože diskriminace dvou podnětů, z nichž jeden odrážel světlo v UV spektru, byla pro sýkory koňadry (*Parus major*) neřešitelnou úlohou (Lyytinen et al. 2001). Diskriminační učení barev není pro ptáky jen snadné, ale je také velmi pravděpodobné, že je naučená asociace s barvou dlouho uchovávána v paměti. Krkavci velcí (*Corvus corax*) si dokázali tuto informaci uchovat 24 hodin (Range et al. 2008) a vrány hrubozobé (*Corvus macrorhynchos*) až 10 měsíců (Bogale et al. 2012). Přestože se diskriminace barev jeví pro ptáky jako nejsnadnější v rámci diskriminační úloh, výsledky srovnávacího experimentu, ve kterém krkavci velcí (*Corvus corax*) diskriminovali podněty z dimenzí barvy, tvaru a velikosti, neprokázal výrazněji rychlejší učení pro dimenzi barvy. Jediným rozdílem byla přesnost diskriminace, protože ptáci v barevné diskriminační úloze dělali méně chyb (Range et al. 2008). Diskriminace barev může být u kuřat ovlivněna prostředím, ve kterém vyrůstají, například pokud jsou chovány v prostředí obsahující jen jednu barvu (Miklosi et al. 2002). Určitý vliv může mít i nepodmíněný podnět (Boneau et al. 1965), protože okamžitě po podání odměny mají holubi sklon dělat chyby. Ale tento efekt se objevil v relativně náročné diskriminaci ve velmi umělém prostředí a je otázkou, jestli odměna může ovlivnit i přirozené chování ptáků v přírodě. Výsledky experimentů používající kontrast podnětu s pozadím naznačují, že kontrast zlepšuje asociaci s daným podnětem a urychluje tak učení (Aronsson a Gamberale-Stille 2009; Gamberale-Stille 2001). Ale neexistuje podpora pro hypotézu, že by kontrast mohl hrát roli diskriminovaného podnětu (Gamberale-Stille a Guilford 2003).

Většina diskriminačních úloh, ve kterých se objevily jednoduché symboly, byly testovány v experimentálním designu „novel world“. Ptáci v těchto úlohách diskriminují nápadný signál od kryptického, který vždy představuje symbol křížku. Přestože ptáci vždy dostatečně vnímali rozdíly mezi nápadným a kryptickým signálem, diskriminace určitých symbolů nebyla vždy úspěšná. Například diskriminace čtverečku od křížku nebyla úspěšná v experimentu Lindströma et al. (2006), zatímco v jiném byla diskriminace stejného symbolu úspěšná (Rowe et al. 2004). Takový rozpor může

být způsoben mírou trestu negativního podnětu nebo nápadností signálu. Zatímco míra nejedlosti se hůře srovnává kvůli nejednotným nebo chybějícím informacím o koncentraci chininu, to že nápadnost signálu ovlivňuje diskriminaci je již experimentálně podpořeno. Pokud není signál dostatečně nápadný, diskriminace není úspěšná (Lindstrom et al. 1999). Z faktorů, které učení o symbolech ovlivňují, je významná zkušenost s kryptickým symbolem, která byla získána před samotným učením. Tato zkušenost zlepšuje diskriminaci v prvních kolech učení, které jsou většinou pro ptáky kritické. Učení však bylo tímto způsobem ovlivněno jen v případě, kdy byl signál dostatečně nápadný (Lindstrom et al. 2001).

Výsledky diskriminací komplexních vzorů, které se mohou měnit v barvě, ve velikosti nebo v kontrastujícím vzoru naznačují, že hlavní podnět, podle kterého se ptáci řídí je barva (Aronsson a Gamberale-Stille 2008; Terhune 1977). Učení by také měla ovlivňovat symetrie kontrastního černého vzoru a symetrické vzory by měly být snáze diskriminovatelné (Forsman a Merilaita 1999). Srovnání diskriminačního učení podnětů z dimenze barvy a trojrozměrných objektů naznačuje, že je učení obou úloh srovnatelně rychlé, ale v diskriminaci objektů dělali krkavci velcí (*Corvus corax*) více chyb (Range et al. 2008).

7. Generalizace různých typů vizuálních podnětů

7.1. Barva

Jeden z prvních významných experimentů testující generalizaci barevných podnětů provedl Hanson (1959). V této práci otestoval holuby (*Columba livia*) v klasické operantní komoře. Ptáci byli rozděleni do pěti skupin, které se lišily v hodnotě S^- . Negativním podnětem bylo tlačítko osvětlené světlem určité vlnové délky, které měly hodnoty 555, 560, 570, 590 nm a pozitivním podnětem byla hodnota 550 nm. Ta byla stejná pro všechny skupiny včetně kontrolní (bez S^-). Po diskriminačním učení byli všichni ptáci testováni v generalizačním testu v podmínkách extinkce (žádný podnět není odměňován). Generalizační gradient kontrolní skupiny byl relativně symetrický s vrcholem v tréninkové hodnotě S^+ (550 nm). Naopak, pokud byla během diskriminačního trénování zahrnuta hodnota S^- , gradienty vykazují výrazný „peak shift“. Toto posunutí se vyskytuje jen na levé straně postdiskriminačních gradientů. Hanson navíc zjistil, že čím je S^+ blíže k S^- , tím je posun vrcholu dál od tréninkového S^+ . Tato práce přináší první experimentální důkaz „peak shiftu“ a zákonitostí, kterými se řídí. Navíc dává představu, jak přesná je generalizace barevného podnětu. Nejvyšší generalizační gradient byl získán u skupiny, která diskriminovala 550 nm (S^+) a 560 nm (S^-), tedy s rozdílem pouhých 10 nm.

Podobnost odměňované a neodměňované barvy by měla ovlivnit peak shift takovým způsobem, že čím jsou tyto barvy blíže k sobě (rozdíl ve vlnové délce je menší), pak by měl být peak shift výraznější. Tento efekt již podpořily výsledky výše zmíněného experimentu Hansona (1959) a byl i mnohokrát modelován (Ghirlanda a Enquist 1999). Následná práce si klade za cíl experimentálně podpořit tuto

hypotézu (Baddeley et al. 2007). V experimentu byla testována kuřata, která se účastnila trénování i testování v párech. Podnětem byly kontejnery, jejichž vnější strana byla potištěna texturou složenou z obdélníků. Tyto obdélníky byly náhodně vyplněny testovanou barvou nebo barvou pozadí v poměru 3:7. Probíhaly čtyři diskriminační úlohy a tím vznikly i čtyři skupiny testovaných kuřat. Ve všech byla stejná odměňovaná barva (T^+ , oranžová) a skupiny se lišily v neodměňované barvě (T_1^- - T_4^-). Pro první skupinu byla T_1^- žlutější než T^+ a pro druhou skupinu byla T_2^- také žlutější, ale jen v poloviční vzdálenosti od T^+ . Barvy T_3^- a T_4^- byly červenější než T^+ a lišily se od T^+ přibližně stejně jako T_1^- a T_2^- , jen opačným směrem. Ptáci ve skupině 1 a 4 měli hrubou diskriminaci (T^+ a T^- byly více vzdáleny), zatímco ve skupině 2 a 3 měli jemnou diskriminaci. Kuřata byla trénována v experimentální aréně, ve které bylo umístěno osm kónických kontejnerů, čtyři s pozitivním podnětem a čtyři s negativním podnětem. Kontejnery, které představovaly pozitivní podněty, byly naplněny kousky krmiva pro kuřata. Trénink probíhal ve dvou lekcích za den po tři dny a ve čtvrtý den probíhal generalizační test, během kterého byly všechny kontejnery prázdné. Testové barvy v generalizačním testu pro skupiny 1 a 2 byly T^+ a T_2^- - T_4^- a pro skupiny 3 a 4 to byly T^+ a T_1^- - T_3^- . Z výsledků vyplývá, že vzdálenost pozitivního a negativního podnětu ovlivnila generalizační gradient opačným způsobem, než jak bylo očekáváno. Posun vrcholu reakce byl menší po naučení jemné generalizace. Tyto výsledky jsou v rozporu s jinými experimenty, ve kterých je tento efekt testován. Jediný experiment, který podporuje výsledek této studie pochází z vizuální diskriminační úlohy, ve které byli testováni lidé (Thomas et al. 1991).

Jiná práce (Jansson a Enquist 2003) je úlohou, ve které je zkoumán efekt peak shiftu na evoluci barvy. Subjektem byla kuřata testovaná v operantní komoře obsahující dotykový displej a zásobník krmiva. Obrazovka poskytovala jediné světlo v této komoře. Kuřata byla nejprve trénována klovat do šedého bodu, který se objevoval v různých oblastech obrazovky. Podnětem bylo šest současně prezentovaných, rovnoměrně vzdálených bodů, které mohly nabýt 11 různých barev od zelené k modré. Jeden triplet bodů představoval negativní podnět a byl identicky zbarvený. Nopak tři body v pozitivním podnětu byly odlišně zbarvené. Byly použity dva různé sety barev neodměňovaného tripletu (modrá nebo zelená) a do odměňovaného tripletu byla postupně přidávána (S^- byl zelený triplet) nebo odebrána (S^- byl modrý triplet) modrá barva. Každá lekce, která trvala 20 minut, začínala zobrazením neodměňovaného tripletu a odměňovaného tripletu, který byl nejbližší k S^- (bylo přidáno/odebráno nejméně modré). Barvy pozitivního podnětu se v rámci tripletu měnily konstantně, tedy přidáním nebo odebráním stejného množství modré. Během kola byly všechny podněty zobrazeny po 10 sekund. Pokud pták klovl na negativní podnět, komora se zatemnila a nebyla poskytnuta žádná odměna. Pokud pták klovl na pozitivní podnět, obrazovka se rozsvítila bíle a ptáci dostali přístup ke komerčnímu krmivu pro kuřata. Stejný odměňovaný podnět byl zobrazován, dokud kuře neklovl na pozitivní podnět v pěti kolech za sebou. Pokud většina z těchto klovnutí byla na podnět nejvzdálenější od negativního (tj. třetí bod v odměňovaném tripletu), v dalším kole byl zobrazen další triplet, který obsahoval barvy více vzdálené od negativního podnětu. Naopak, preference pro

barvu nejméně vzdálenou od negativního podnětu generovala nižší triplet. Preference pro střední hodnotu (tj. druhý bod v odměňovaném tripletu) generovala opakování stejného tripletu. Celkem bylo použito devět měnících se pozitivních podnětů. Experiment proběhl ve více jak 20 lekcích (jedna lekce za den) a každá lekce se sestávala ze série kol, ve kterém byl prezentován jeden negativní a jeden pozitivní podnět současně. Na konci každé lekce byly všechny barvy resetovány a kuřata začínala novou lekcí s počátečním S^+ tripletem. Z výsledků vyplývá, že se modrá a zelená skupina chovala podobně a nebyly mezi nimi signifikantní rozdíly. Učení probíhalo již od druhé lekce a od té doby byla tendence pro vzdálenější barvu velmi směrová a rapidní. Navíc, tato tendence se vyvinula v obou směrech, ať bylo množství modré barvy přidáváno nebo odebíráno. Demonstrovaná evoluce barvy tak naznačuje, že si ptáci vyvinuli tendenci pro odstín nejvíce rozdílný od neodměňované barvy.

Generalizace barevných podnětů byla studována v dalším experimentu (Osorio et al. 2009). Subjektem byla několik dní stará kuřata. V tréninkové aréně byly přítomny papírové kontejnery, které měly na vnější straně natištěný vzor složený z obdélníků 2 x 6 mm. Kontejnery představující negativní podnět měly obdélníky jen v odstínech šedé a byly prázdné. Naopak pozitivní podněty měly obdélníky z 30 % červené nebo žluté a byly vyplněny potravou (kousky komerčního krmiva pro kuřata). V sedmi kolech diskriminačního tréninku měla kuřata k dispozici dva červené, dva žluté a čtyři šedé podněty. Kuřata byla testována v párech a počítaly se volby jednoho ze dvou kuřat, bez ohledu na to které (jedinci nebyli rozlišeni). Trénink probíhal ve dvou dnech. Den poté byli ptáci testováni v generalizačním testu za extinkčních podmínek (žádný kontejner neobsahoval potravu) a v testu se objevila nová barva, oranžová. Při prvním setkání s oranžovou barvou kuřata tento podnět velmi preferovala. Ale v druhém kole testu, které proběhlo o 60 minut později, tato preference zanikla a kuřata preferovala jen známé barvy, červenou a žlutou. Preference pro šedou byly stále nízké. Z výsledků tak vyplývá, že kuřata generalizovala ze dvou známých barev na třetí, která je nová a nachází se mezi těmito barvami. Generalizace oranžové barvy z červené a žluté ale nemá dlouhého trvání. Proto byl proveden další experiment, jehož výsledky mají potvrdit, jestli je ztráta preference pro oranžovou okamžitá nebo opožděná. Druhý experimentu testoval nové skupiny pěti kuřat v intervalech 1, 4, 15, 30 a 60 minut po prvním testovém kole, přičemž předchozí diskriminační trénink byl stejný jako v prvním experimentu této studie. Experiment odhalil, že si kuřata preferenci pro oranžovou uchovávají ještě po 15 minutách. Chování kuřat v tomto experimentu naznačuje, že generalizace podnětu může být nestabilní, protože reakce na nové podněty jsou méně stálé než na známé. Zdá se tedy, že si ptáci velmi dobře pamatují podněty spojené s odměnou/trestem a extinkce u nich probíhá pomaleji než u nových podnětů u kterých není podobná vazba. Naopak, nový podnět „oranžová barva“ nebyl spojen s žádným učením. Generalizace sice proběhla směrem k pozitivním podnětům, ale jediná negativní zkušenost tuto preferenci rychle smazala.

Generalizace barev v oblasti oranžové je často testovaná, protože výsledky různých prací naznačují, že v tomto regionu je diskriminace přesnější (Goldsmith a Goldsmith 1979). Experiment, ve kterém jsou testovány sýkory koňadry (*Parus major*), byl veden tak, aby byla objasněna případná

generalizace barev v tomto regionu (Ham et al. 2006). Jako podnět byly použity čtverečky 1x1 cm, které byly vyrobené z barevného papíru. Ptáci rozdělení do pěti skupin prošli diskriminační úlohou (viz kapitola 6.1). Generalizační úloha v tomto experimentu měla odhalit, jestli ptáci generalizují své naučené odpovědi (preferenci nebo averzi) z červené a/nebo žluté barvy na oranžovou. Test se sestával z pěti tácků. Na každém tácku byla ptákům nabídnuta sada všech barev, které byly použity v experimentu (žlutá, oranžová, červená a šedá). Každá barva byla reprezentována jedním papírkem a byly s ní asociovány jedlé kousky arašídů. Na začátku generalizačního testu ptáci atakovali oranžovou bez ohledu jestli červená a/nebo žlutá signalizovaly pozitivní nebo negativní podnět. Nicméně ptáci, kteří se učili odmítat červenou a/nebo žlutou barvu atakovali během doby celého testu mnohem méně oranžové kořisti než ostatní. Nicméně byl rozdíl v celkovém počtu snědené oranžové kořisti během celého testu, což záviselo na barvě, která symbolizovala negativní podnět. To naznačuje, že ptáci, kteří se učili odmítat žlutou a/nebo červenou odmítali oranžovou stejně účinně jako původní negativní podněty. U ptáků ve skupinách, kde byla nejedlá šedá barva, byla oranžová vybírána podle náhody. Tento výsledek naznačuje, že ptáci si neasociují jedlou kořist s barevnými podněty tak snadno jako s nejedlou kořistí. Je ale nutné ještě uvážit sílu trestu. Výsledky některých experimentů ukazují, že slabě nechutná potrava je nižší trest než žádná (Alcock 1970). V prvním zmíněném experimentu (Osorio et al. 2009) byly negativním podnětem kusy arašídů nasáklé chininem, zatímco v druhém byl negativním podnětem „žádá potravu“. Jestliže ale „žádá potravu“ je horší trest než „mírně nechutná“, je možné, že generalizace z červené/žluté barvy na oranžovou v prvním případě neproběhla jen z důvodu, že negativní podnět (šedá barva) nebyl příliš silný a ptáci tak podněty negeneralizovali příliš široce. Je tím myšleno, že neměli potřebu generalizovat informaci z červené/žluté na jiné barvy, protože nebylo příliš nutné hledat nové zdroje. Naopak v druhém experimentu byl trest silný (šedý konejner, prázdný) a proto bylo výhodné zkoušet nové podněty.

V dalším experimentu byla testována schopnost predátorů generalizovat různé barevné formy aposematických ploštic (Svadova et al. 2009). Testovány byly naivní sýkory koňadry (*Parus major*). Testovaným podnětem byly ploštice druhu ruměnice pospolná (*Pyrrhocoris apterus*), která je červeně zbarvená a její barevné mutanty, které byly oranžové, bílé a žluté. Tito barevní mutanti mají stejný černý vzor a stejnou chemickou obranu jako divoká forma. Poslední barevnou formou byly přírodní ruměnice, které byly přebarveny hnědými vodovkami. Během prvního dne byli ptáci rozdělení do tří skupin. Nejprve se učili odmítat ploštice a to buď přírodní červenou formu nebo žluté či bílé mutanty. Druhý den pak proběhl generalizační test, ve kterém ptáci vždy dostali jinou barvu ploštice, než kterou měli během učení. Ptáci, co se učili odmítat červené formy obdrželi žluté nebo bílé mutanty a ptáci, kteří se učili odmítat žluté, obdrželi červené formy. Z výsledků vyplývá, že ptáci, kteří se naučili odmítat červenou ploštici negeneralizovali svou zkušenost na bílé a žluté mutanty. Naopak ptáci se zkušeností se žlutou formou signifikantně odmítali červené. V tomto případě je generalizace asymetrická.

Generalizační gradienty podél dimenze intenzity byly nejprve považovány jako typicky monotónní (esovitě), ve kterých není přítomen vrchol gradientu, alespoň pro zvukové podněty (Heineman, Eg a Chase 1970). Zda toto platí i pro vizuální podněty se snaží ohalit experiment, ve kterém testované podněty leží podél dimenze intenzity monochromatického světla (Ernst et al. 1971). V experimentu bylo použito 12 holubů, kteří byli testováni v operantní komoře obsahující jedno tlačítko. Na toto tlačítko bylo projektováno světlo o hodnotě 580 nm, které se lišilo intenzitou v rozsahu 0,7 k 70 mV (celkem devět podnětů). Holubi byli rozděleni do čtyř skupin a ptáci v každé z nich diskriminovali jiné hodnoty intenzity světla. Ptáci v první a druhé skupině diskriminovali stejné hodnoty intenzity, jen intenzita, která byla pro první pozitivním podnětem byla pro druhou negativním a naopak. Holubi ve třetí skupině dostali velmi hrubou diskriminaci a ve čtvrté byla diskriminace naopak jemná. Pozitivní a negativní podněty byly náhodně střídány a úloha byla považovaná za naučenou, pokud ptáci dosáhli kritéria tří a méně reakcí na negativní podnět v 10 sekvencích negativního podnětu za sebou. V generalizačním testu byli ptáci testováni v osmi blocích obsahujících devět náhodných podnětů, které se měnily v intenzitě v rozsahu od 0,7 k 70 mV. Generalizační gradienty získané od všech ptáků zobrazují nulovou reakci kolem negativního podnětu a zvýšenou reakci pro podněty ležící vedle S^+ směrem od S^- . Pro deset ptáků byly získány generalizační gradienty s vrcholem, tedy prokazující peak shift v gradientech podél dimenze intenzity. Dva ptáci, u kterých byl gradient monotónní, by se pravděpodobně peak shift objevil, pokud by byl rozsah podnětů širší. Jemnější diskriminace v tomto případě vyústila ve vrchol reakce pro podnět více vzdálený od S^+ než u hrubé diskriminace, podporující výsledky Hansona (1959) a v rozporu s výsledky Baddeley et al. (2007).

Další experiment byl designován, aby byla zjištěna povaha generalizačního gradientu podél dimenze intenzity barevného odstínu (Czaplicki et al. 1976). V experimentu byli testováni dospělí samci křepelky japonské (*Coturnix coturnix japonica*). Během tréninku a experimentu byly použity tři intenzity modré barvy, získané různým množstvím potravinářského barviva rozpuštěného v jednom litru vody. Ptáci se nejdříve museli naučit pít vodu ze skleněných Richterových trubic připevněných na jejich domovskou klec, ve kterých jim byla prezentována obarvená voda. V tréninku se ptáci setkali se všemi intenzitami modré použitych v experimentu, aby se zabránilo jakýmkoliv neofobickým reakcím. Křepelky pak byly rozděleny do pěti skupin podle testových podmínek. Ptáci v prvních dvou skupinách dostali Richterovu trubici se světlou (1. skupina) nebo tmavě (2. skupina) modrou vodou a o 30 minut později injekci chloridu lithného, která u nich vyvolala nevolnost. Stejný postup byl aplikován na další dvě skupiny (3. a 4. skupina), jen s rozdílem, že injekce obsahovala jen fyziologický roztok. Tyto dvě skupiny byly kontrolní, stejně tak i pátá, ve které ptáci dostali čistou vodu a byl jim injikován toxický roztok. Dva dny po tomto podmiňování byli ptáci testováni s různými intenzitami modré v extinkčních podmínkách. Během prvního a čtvrtého dne ptáci obdrželi dvě Richterovy trubice, jedna obsahovala podmiňovanou intenzitu modré a druhá čistou vodu. Ptáci v páté skupině dostali vodu světle obarvenou. Během druhého dne jim byly prezentovány dvě Richterovy trubice se světlou a tmavě modrou a během třetího dne dostaly tři láhve se světlě modrou,

středně modrou a tmavě modrou vodou. Z výsledků vyplývá, že křepelky, které se v podmiňování setkaly se světle modrou barvou, generalizovaly svou zkušenost na středně i tmavě modrou. Naopak křepelky, které se v podmiňování setkaly s tmavší modrou tuto zkušenost generalizovaly jen na střední modrou, ale už ne na světlou. Experiment tím potvrdil, že generalizační gradienty vizuálních podnětů indukované averzivním učením jsou asymetrické a velmi podobné těm, které jsou vyvolány použitím chuťových podnětů. Navíc, přestože byli ptáci vystaveni všem intenzitám modré během tréninku, objevila se signifikantní averze. Podmiňování tak nebylo ovlivněno preexpozicí podmiňovaných podnětů, jak je tomu v jiných experimentech (Elkins 1973).

Jak ptáci generalizují podél dimenze barevných podnětů, pokud je použita živá kořist, je demonstrováno pomocí dalšího experimentu (Gamberale-Stille a Tullberg 1999). Testována byla třídenní kuřata. Podnětem byly živé larvy tří druhů ploštic, *Tropidothorax leucopterus*, *Lygaeus equestris* a *Graptostethus servus*. Larvy se také liší ve velikosti. Jako kořist tak byla vybrána larva, která byla nejsytěji červená a byla nejmenší. Celkově byly použity čtvrté a páté instary *G. servus*, čtvrtý instar *L. equestris* a čtvrtý instar *T. leucopterus*. Experiment se uskutečnil ve voliére podobné domovské kleci. Kuřata byla do voliéry umístěna po dvojicích a byla jim nejprve nabídnuta jedlá larva *G. servus*, která představovala pozitivní podnět. Druhý den byla kuřata rozdělena do dvou skupin, jedna obdržela méně červenou larvu *L. equestris* a druhá obdržela tmavší červenou larvu *T. leucopterus*. Ploštice byly ptáčkům předkládány jednotlivě v Petriho miskách. Aby byla kuřata zapojena do generalizačního testu, musela atakovat minimálně jednu larvu. Ptáci, kteří obdrželi larvu *L. equestris*, pak byli rozděleni do dvou skupin, jedna opět obdržela *L. equestris* a druhá *T. leucopterus*. Ptáci se zkušeností s méně červenou larvou odmítali druhý den útočit jak na méně červenou *L. equestris*, tak na více červenou *T. leucopterus*. Z výsledků navíc vyplynulo, že pravděpodobnost útoku na více červenou larvu *T. leucopterus* byla signifikantně nižší než na dříve vyzkoušenou *L. equestris*. Skupina kuřat, která během prvního dne obdržela červenější larvu ploštice *T. leucopterus*, druhý den váhala atakovat stejný druh ploštice. Tato averze ale nebyla přenesena na méně červenou larvu *L. equestris*. Ptáci tak negeneralizovali svou zkušenost s více červenou kořistí na méně červenou, protože 97 % kuřat zaútočilo na světlejší larvu během druhého testového dne.













Jedna z mnohých otázek v generalizaci se týká šířky generalizace, konkrétně jestli některé barvy mohou být šířeji generalizovány než jiné. Autoři experimentu, ve kterém jsou testováni vlhovci červenokřídli (*Agelaius phoeniceus*), studovali rozdíl v šířce generalizace mezi červenou a zelenou barvou (Mason a Reidinger 1983). Ptáci si nejdříve museli zvyknout, že k jejich misce je připojen barevný obdélník a že si ho mají spojovat s potravou. Tento obdélník měl modrou barvu. Vlhovci pak byli rozděleni do osmi skupin a každý pták obdržel misku s 20 g ovsa, ke které byl připojen červený nebo zelený obdélník. Byly použity dva odstíny obou barev a každý odstín tak obdržely dvě skupiny. Po zkonzumování alespoň 1 g ovsa byli ptáci ve čtyřech skupinách intubováni Methiocarbem (vyvolává nevolnost) a zbylí propylen glykolem (kontrolní skupina na trauma z intubování). Čtyři dny po podmiňování byli ptáci testováni ve dvouvýběrovém generalizačním testu, ve kterém dostali

podmiňovaný odstín nebo tři další obdélníky, které se od podmiňované červené nebo zelené lišily v sytosti. Celková suprese konzumace v generalizačním testu byla intenzivnější pro ptáky, kteří dostali červený podnět a to bez ohledu na sytost červené. Ptáci trénovaní s odstínem červené s delší vlnovou délkou („červenější“), generalizovali svou zkušenost na všechny červené podněty předložené v generalizaci, které se lišily v sytosti. Ptáci trénovaní s odstínem červené s kratší vlnovou délkou generalizovali tuto zkušenost na tři ze čtyř podnětů lišící se sytostí. Naopak, zkušenost s odstínem zelené s kratší vlnovou délkou ptáci generalizovali jen na podněty, které se měly sytost barvy nejbližší k podmiňovanému podnětu. Odstín zelené s delším vlnovou délkou nebyla generalizován vůbec a ptáci odmítali jen podmiňovaný podnět. Z výsledků tak vyplývá, že červená i zelená vyvolala silnou averzi, ale červená byla více efektivní a její generalizace byla mnohem širší než zelená barva.

7.2. Symboly a vzory

Diskriminační úlohy, ve kterých je přítomen komplexní podnět, mají velkou nevýhodu, protože nelze jednoznačně říci, podle jakého elementu podnětu bylo diskriminováno. Proto je často nutné zařadit za diskriminační učení generalizační testování, které tyto otázky pomáhají odhalit. Exemplární příklady takového přístupu nacházíme ve dvou níže zmíněných pracích (Terhune 1977) a (Aronsson a Gamberale-Stille 2008). První práce (Terhune 1977) zkoumala schopnosti sojky křovinné (*Aphelocoma coerulescens*) diskriminovat dva papírové podněty, které se lišily velikostí, barvou a vzorem (velký, modrý a s třemi proužky versus malý, fialový a se dvěma proužky, viz. kapitola 6.3). V generalizačním testu měli ptáci k dispozici tři jiné podněty, přičemž každý se jedním elementem lišil od negativního podnětu a tento element byl naopak společný s podnětem pozitivním. Tyto podněty se určitým způsobem lišily od modelu, první ve velikosti (malý, modrý a se třemi proužky), druhý v barvě (velký, fialový a se třemi proužky) a třetí ve vzoru (velký, modrý a dva proužky). Podle výsledků ptáci generalizovali svou zkušenost hlavně podle barvy a vzor nehrál významnou roli. Trochu jiný způsob byl použit v druhé zmíněné práci (Aronsson a Gamberale-Stille 2008). Subjektem byla kuřata, která prošla diskriminačním tréninkem. Kuřata rozlišovala šedý obdélník (S+) od tyrkysového (S-), na kterém byl natištěn černý vzor (tečky nebo proužky, viz. kapitola 6.1). Pokud byl podnět pozitivní, byla na obdélník položena polovina larvy potměníka moučného (*Tenebrio molitor*). Na negativním podnětu také ležela půlka larvy, která však byla namočená v hořkém chininu. V generalizačním testu ptáci nedostali všechny možné varianty vzorů, ale test byl veden podobně jako diskriminační úloha jen s rozdílem, že veškerá kořist byla jedlá. Vznikly tak tři skupiny. Jedna skupina byla kontrolní a ptáci ve zbylých skupinách testovali jeden ze dvou možných elementů podnětu (barvu nebo vzor, viz. obrázek 6).

Generalization test
with all prey palatable

Subgroup	16	+	16
1A (N = 10)			
1B (N = 10)			
1C (N = 9)			
Subgroup	16	+	16
2A (N = 9)			
2B (N = 9)			
2C (N = 10)			

Obrázek 6 - Kombinace podnětů použitých v generalizačním testu v tomto experimentu. Převzato z Aronsson a Gamberale-Stille 2008

Kuřata v kontrolní skupině (1A a 2A, obr. 6) se mohla řídit tím, co se naučila v diskriminační úloze, protože předložené podněty byly naprosto stejné. Naopak kuřata v další skupině (1B a 2B, obr. 6) se setkala s novým podnětem, čistě tyrkysově zbarveným obdélníkem. Mohla jej přiřadit k negativnímu podnětu na základě barvy nebo naopak k pozitivnímu na základě nepřítomnosti vzoru. Poslední skupina kuřat (1C, 2C, obr. 6) se také setkala s novým podnětem, který byl uniformně šedý s natištěným vzorem. S negativním podnětem měl společný vzor, s pozitivním naopak barvu. Ptáci, kterým byl prezentován tréninkový podnět a uniformně tyrkysově zbarvený podnět, odmítali kořist přiloženou k těmto podnětům. Naopak ptáci ze skupin, ve kterých obdrželi jen šedé podněty, tuto kořist neodmítali. Z těchto výsledků plyne, že se ptáci úlohu učili podle barvy, nikoliv podle vzoru. Generalizační test navíc ukázal, že ptáci odmítali uniformní tyrkysový podnět stejně účinně jako původní testový podnět. Z experimentu lze vyvodit závěr, že ptáci často nevěnují pozornost všem elementům komplexního vzoru, ale právě elementu, který je pro ně nejnápadnější. To ovšem platí jen za situace, že všechny elementy predikují výsledek stejně dobře.

Tento závěr podporuje další práce používající jako subjekt několik dní stará kuřata (Aronsson a Gamberale-Stille 2009). V této úloze se kuřata učila rozlišovat mezi hnědě nabarvenou a červeně nabarvenou larvou potměníka moučného (*Tenebrio molitor*). Červené larvy byly buď uniformně zbarvené nebo navíc obsahovaly černé pruhy a byly namočené v chininu. Nabarvené larvy byly prezentovány na dvou možných barevných pozadích a podle barvy pozadí byla kuřata rozdělena do dvou skupin. Ptáci absolvovali generalizační test na stejném pozadí jako v diskriminačním tréninku, jen s tím rozdílem, že se setkali se všemi třemi typy kořisti, které nebyly ošetřeny chininem. Design pokusu zůstal zachován (více kapitola 6.2), kuřata opět procházela stezkou, podél které byly jamky s prezentovaným podnětem. Tuto stezku smělo kuře projít jen jednou. Všechna kuřata, bez ohledu na barvu pozadí, generalizovala svou zkušenost s jedním typem červené larvy na druhý. Jinými slovy, pokud se kuřata v diskriminačním tréninku setkala s uniformně zbarvenou červenou larvou, generalizovala tuto zkušenost na červenou larvu s pruhy a naopak. Tyto výsledky naznačují, že kuřata nerozlišují mezi typy kořistí s a bez vzoru, jak již bylo demonstrováno v předchozím experimentu

(Aronsson a Gamberale-Stille 2008). Stejně jako v diskriminačním tréninku, i v generalizačním testu kuřata atakovala červenou kořist významně méně, pokud byla prezentována na hnědém pozadí. Kontrast mezi negativním podnětem a pozadím tedy nejen urychlil diskriminační učení, ale zlepšil následnou generalizaci podobně zbarveného podnětu.

Autoři dalšího experimentu se snaží objasnit, jak míra nechutnosti a změna v signálu může ovlivnit generalizaci podnětů (Lindstrom et al. 2006). Sýkory koňadry (*Parus major*) nejdříve prošly diskriminací, ve které rozlišovaly kořist, která měla asociované symboly. Jedlou kořist symbolizovaly křížky a nejedlou asymetrické hvězdy (dále jen hvězdy) nebo vyplněné čtverce. Ptáci byli rozděleni do devíti skupin, přičemž se jednotlivé skupiny lišily v symbolu, který měli diskriminovat od křížků (čtverce, hvězdy nebo obojí) nebo se lišily v míře nejedlosti (mírná, vysoká nebo obojí). Týden po diskriminačních úlohách se ptáci účastnili generalizačního testu, ve kterém obdrželi dva typy symbolů (kryptický a hvězdu), bez ohledu na jejich předchozí zkušenost. Ve voliérě bylo takto rozmístěno 30 kořistí, všechna byla jedlá a ptáci si směli vzít jen 10 z nich. Z výsledků vyplývá, že sýkory negeneralizovaly svou zkušenost s čtverci na hvězdy a to bez ohledu na úroveň nejedlosti. Generalizace tak potvrdila významný rozdíl mezi těmito symboly, který byl již zjevný během srovnání diskriminací těchto symbolů od křížků (viz. kapitola 6.3).

Další experiment, ve kterém jsou testovány hypotézy Müllerové mimézy, představuje generalizaci jednoduchých monochromatických symbolů. Sýkory koňadry (*Parus major*) prohledávaly experimentální prostředí zvané „novel world“ (Lindstrom et al. 2001). Kořistí byla schránka vytvořená ze dvou čtverců papíru slepených k sobě, ukrývající kousky mandlí. Pokud kořist představovala negativní podnět, byly kousky mandle namočené v roztoku chininu. Na obou stranách kořisti byl natištěn jeden ze tří symbolů. Symbol křížku představoval jedlou kořist a čtverec nebo asymetrická hvězda (dále jen hvězda) představovaly nejedlou kořist. Oba aposematické signály jsou pro sýkory stejně viditelné a ptáci nepreferují ani jeden z nich. Ptáci byli rozděleni do dvou skupin, jedna diskriminovala čtverec od kříže a druhá hvězdu od kříže. Experimenty probíhaly ve voliérě, ve které bylo rozmístěno 100 kryptických (křížky) a 100 aposematických (čtverec nebo hvězda) kořistí. Každý pták musel vzít, rozbalit a ochutnat obsah 30 kořistí. Den po učení byli ptáci testováni v generalizační úloze, ve které každá skupina obdržela společně se známým aposematickým signálem i druhý aposematický signál, který byl také nejedlý, ale menší mírou než původní aposematický signál. Například pokud ptáci diskriminovali čtverec od křížku, tak v generalizační úloze obdrželi vedle čtverce i hvězdu. Každá taková skupina byla ještě podrozdělena do tří, ve kterých se měnil poměr známého a nového negativního podnětu. Tyto poměry byly 1:1, 4:1 a 19:1. Vzniklo tak celkem šest experimentálních skupin. Design experimentu byl stejný jako během učení, ve voliérě bylo opět rozmístěno 100 kryptických (vždy jen křížky) a 100 aposematických signálů (např. 5 nových a 95 známých, poměr 1:19). Ptáci si během generalizace museli vzít 30 kořistí. V generalizačním testu byl známý aposematický symbol odmítán stejnou mírou jako v diskriminačním učení. Signál nové kořisti neměl na generalizaci vliv, tedy generalizace z hvězdy na čtverec proběhla stejně rychle jako z čtverce

na hvězdu. Navíc, generalizace byla signifikantně účinná jen v případě, že poměr nového a původního signálu, který byl vysoce nejedlý, byl 1:1 (tj. 50 čtverců a 50 hvězd). Tento výsledek naznačuje, že nový signál profituje z generalizace jen v případě, že původní signál je spojen se silným trestem.

7.3. Velikost

Gamberale a Tullberg (1996) testují v tomto experimentu jestli se objevuje peak shift v generalizačních gradientech predátorů, tj. jestli je posun v minimální reakci vůči větší a tím i nápadnější kořisti. Podnětem byla živá aposematická kořist různých velikostí, konkrétně třetí, čtvrté a páté larvální instary nechutné a varovně zbarvené plošnice *Tropidothorax leucopterus*. Všechny larvální instary *T. leucopterus* mají téměř identické zbarvení. Experiment probíhal ve dvou dnech. Během prvního dne byla studována behaviorální reakce nezkušených ptáků ke všem instarům této plošnice. Druhý den bylo studováno averzivní chování vůči všem možným instarům kořisti. Kuřata byla rozdělena do tří skupin. Ptáci v první skupině se setkali s třetím instarem, druhá se čtvrtým instarem a třetí s pátým instarem. Plošnice byly ptákům předkládány jednotlivě. Celé kolo trvalo jednu minutu a mohlo být opakováno s přestávkou o 10 minutách, pokud pták odmítl na plošnici zaútočit během prvního pokusu. Den po prvním předložení larev proběhl generalizační test, do kterého postoupili ptáci, kteří zaútočili na III. nebo IV. instar a tudíž u nich proběhlo učení. Každá skupina byla dále rozdělena do tří podskupin a každé podskupině byl nabídnut jiný instar plošnice (III., IV. nebo V.). Experiment prokázal, že čím je signál větší, tím je averzivní učení účinnější. Druhý den byl zkoumán generalizační gradient. Z výsledků plyne, že pokud měla kuřata zkušenost s třetím instarem, druhý den více odmítala čtvrtý i pátý instar než třetí, který byl původním averzivním podnětem. Podobně kuřata se zkušeností se čtvrtým instarem z prvního dne nejméně útočila na pátý instar. Hlavní příčina peak shiftu v generalizačních gradientech tohoto experimentu je vliv větší nepodmíněné averze (získané během první zkušenosti s instarem larvy) vůči více nápadné kořisti. Čtvrté a páté instary jako větší kořist poskytuje i silnější barevný signál.

7.4. Prostorové umístění podnětu

Cheng et al. (1997) testovali generalizaci prostorového zobrazení objektů. V experimentu byli použiti tři holubi. Učení a generalizace probíhala v operantní komoře, která obsahovala dotykovou obrazovku a krmítka. Na obrazovce byl zobrazován žlutý obdélník, který měnil svou polohu. Během tréninku měla jedna skupina ($n = 1$) pozitivní podnět vzdálený 270 pixelů od levého okraje a druhá skupina ($n = 2$) měla pozitivní podnět vzdálený 370 pixelů od levého okraje. Ptáci byli učeni v 25 lekcích, přičemž se každá skládala ze 125 kol. Generalizační test se sestával z osmi lekcí, které obsahovaly 33 kol. Předložené podněty se lišily svou vzdáleností od levého okraje obrazovky v rozsahu od 70 k 570 pixelů. Výsledky tohoto experimentu potvrzují symetrický gradient kolem podnětu, který symbolizoval pozitivní podnět. Tyto výsledky jsou konzistentní s podobnými, ve kterých jsou používány klasičtější podněty, například vlnová délka (Blough 1967). V jiném experimentu bylo studována diskriminační učení. Čtyři ptáci měli od sebe rozlišovat dvě polohy

obdélníků. Například, pro první experiment byl S+ (a S- pro druhou skupinu) poloha obdélníku, která byla 270 pixelů od levého okraje a S- (S+ pro druhou skupinu) 370 pixelů. Po skončení diskriminačního tréninku byl každý pták testován se stejnou sadou podnětů, která byla v generalizaci předchozího experimentu. Generalizační gradienty v tomto experimentu neprokázaly peak shift, ale area shift. Area shift se ale v průběhu testování vytratil a gradient se stal symetrickým. V posledním experimentu této studie byly hodnoty S+ a S- méně vzdálené. V tomto případě se objevil peak shift. Toto je první experiment, který demonstroval generalizační gradienty pro dimenzi prostoru. Výsledky z tohoto experimentu naznačují, že se generalizace v této dimenzi řídí podobnými zákony jako generalizace barvy.

7.5. Generalizace: závěr

Výsledky generalizačních testů představených v této práci naznačují, že i u ptáků se generalizační gradienty řídí stejnými zákonitostmi, které jsou představené v druhé kapitole. Pokud se během generalizačního testování ptáci setkají jen s pozitivním podnětem, jejich nejsilnější reakce bude k pozitivnímu podnětu. Tento jev byl prokázán s podněty z mnoha dimenzí, například barvy (Blough 1967) nebo prostorového umístění podnětu (Cheng et al. 1997). Pokud je v testování zahrnut i negativní podnět, v generalizačních gradientech by se měl objevit peak shift. Ten byl u ptáků dokázán jak v striktně laboratorních podmínkách (Hanson 1959), tak i v experimentech s živou kořistí (Gamberale-Stille a Tullberg 1999; Gamberale a Tullberg 1996). Peak shift ovlivňuje významný faktor, kterým je vzdálenost pozitivního a negativního podnětu v rámci dimenze podnětu. Čím jsou si S+ a S- blíží, tím by maximální reakce měla být relativně větší k původnímu pozitivnímu podnětu a také vzdálenější od S+ v rámci dimenze. Tento efekt byl několikrát experimentálně prokázán nejen u ptáků (Hanson 1959; Cheng et al. 1997), ale i u jiných taxonů (Baron 1973; Ohinata 1978). Nicméně experiment demonstrováný s barevnými podněty, kde byla subjektem kuřata, tento efekt popírá (Baddeley et al. 2007). Výsledek této práce je zatím podpořen jediným experimentem, ve kterém jsou testováni lidé s vizuálními podněty (Thomas et al. 1991).

Generalizace barevných podnětů bude u ptáků širší s podněty obsahující barvy bohaté na delší vlnové délky, jako jsou žlutá, červená nebo oranžová. Často je demonstrována generalizace z červené a/nebo žluté barvy na oranžovou (Ham a Osorio 2007; Osorio et al. 2009; Svadova et al. 2009). Tato generalizace avšak nebývá stabilní, alespoň pokud jsou trénované barvy červená či žlutá spojené s odměnou (Osorio et al. 2009).

Generalizace podnětů, které leží v dimenzi intenzity, by měla vyústit v graduální (monotónní) gradient. Tento předpoklad se nepotvrdil v experimentu s holuby, kde podnětem byly intenzity jedné vlnové délky a gradienty prokazují peak shift (Ernst et al. 1971). Nicméně generalizace podnětů v této dimenzi je často asymetrická. Učení s méně intenzivními podněty ústí v generalizaci směrem k intenzivnějším podnětům, ale generalizace z více intenzivních podnětů na méně intenzivní již neprobíhá (Czaplicki et al. 1976; Gamberale-Stille a Tullberg 1999; Mason a Reidinger 1983).

Nakonec, generalizace jednoduchých achromatických symbolů probíhá jen vzácně a to v případě, kdy je poměr původního a nového podnětu v generalizačním testu velmi vysoký, například 50:50 (Lindstrom et al. 2001). Naopak komplexní složené vzory jsou generalizovány snadno, především proto, že jejich součástí je často barevný podnět. Výsledky experimentů naznačují, že ptáci generalizují svou zkušenost s původním podnětem na nové právě podle barevného elementu vzoru (Aronsson a Gamberale-Stille 2008; Aronsson a Gamberale-Stille 2009; Terhune 1977). Tyto výsledky jsou konzistentní s hypotézou, že elementy podnětů, které jsou pro ptáky snadno diskriminovatelné zastíňují učení o ostatních elementech daných podnětů (Williams 1972).

8. Závěr

Cílem práce bylo prozkoumat literaturu týkající se diskriminace a generalizace u ptáků a nalézt odpovědi na některé otázky, které se týkají této problematiky. Jedna z otázek se týkala obtížnosti diskriminace podnětů, které pochází z různých dimenzí. Výsledky naznačují, že diskriminace barev by měla být získána velice rychle (Goldsmith a Goldsmith 1979) anebo by měla být více přesná než jiné úlohy (Range et al. 2008). Tento závěr také podporují výsledky diskriminací komplexních vzorů, kde je diskriminováno podél dimenze barvy a nikoliv vzoru nebo velikosti (Terhune 1977). Učení významně podporuje kontrast, který je mezi podnětem a jeho pozadím (Aronsson a Gamberale-Stille 2009; Gamberale-Stille 2001; Gamberale-Stille a Guilford 2003).

Symetrie generalizačních gradientů není nijak odlišná od teoretických modelů. S jedinou výjimkou experimentu, který prokazuje peak shift v dimenzi intenzity (Ernst et al. 1971), u které je tvar generalizačního gradientu podle teoretických modelů monotónní.

V této práci se nepodařilo odhalit mezidruhovou variabilitu v rámci diskriminačních a generalizačních úloh. Tento efekt je částečně způsoben faktem, že je nedostatek srovnávacích experimentů, které by tyto aspekty reflektovaly. Proto bych se ráda něčím podobným věnovala ve své diplomové práci.

9. Seznam použité literatury

- Alatalo RV, and Mappes J. 1996. Tracking the evolution of warning signals. *Nature* 382(6593):708-710.
- Alcock J. 1970. Punishment levels and the response of black-capped chickadees (*Parus atricapillus*) to three kinds of artificial seeds. *Anim Behav* 18(Part 3):592-599.
- Armus HL, Montgomery AR, and Jellison JL. 2006. Discrimination learning in paramecia (*P. caudatum*). *Psychol Rec* 56(4):489-498.
- Aronsson M, and Gamberale-Stille G. 2008. Domestic chicks primarily attend to colour, not pattern, when learning an aposematic coloration. *Anim Behav* 75:417-423.
- Aronsson M, and Gamberale-Stille G. 2009. Importance of internal pattern contrast and contrast against the background in aposematic signals. *Behav Ecol* 20(6):1356-1362.
- Atkinson R, Bevilacqua LRM, Rostas JAP, and Hunter M. 2003. Discriminative taste aversion learning: A learning task for older chickens. *Neurobiol Learn Mem* 79(1):25-31.
- Baddeley RJ, Osorio D, and Jones CD. 2007. Generalization of color by chickens: Experimental observations and a Bayesian model. *Am Nat* 169(1):S27-S41.
- Baron A. 1973. Postdiscrimination gradients of human subjects on a tone continuum. *Journal of Experimental Psychology* 101(2):337-342.

- Blough DS. 1967. Stimulus generalization as signal detection in pigeons. *Science* 158(3803):940-&.
- Bogale BA, Sugawara S, Sakano K, Tsuda S, and Sugita S. 2012. Long-term memory of color stimuli in the jungle crow (*Corvus macrorhynchos*). *Anim Cogn* 15(2):285-291.
- Boneau CA, Holland MK, and Baker WM. 1965. COLOR-DISCRIMINATION PERFORMANCE OF PIGEONS - EFFECTS OF REWARD. *Science* 149(3688):1113-&.
- Cott HB. 1940. Adaptive coloration in animals. London: Methuen & Co.
- Czaplicki JA, Borreback DE, and Wilcoxon HC. 1976. Stimulus generalization of an illness-induced aversion to different intensities of colored water in Japanese quail. *Anim Learn Behav* 4(NA1):45-48.
- Delius JD, and Nowak B. 1982. VISUAL SYMMETRY RECOGNITION BY PIGEONS. *Psychol Res-Psychol Forsch* 44(3):199-212.
- Domjan MP. 1998. *The Principles of Learning and Behavior*. 512 p.
- Dougherty DM, and Lewis P. 1991. Stimulus generalization, discrimination learning, and peak shift in horses. *J Exp Anal Behav* 56(1):97-104.
- Elkins RL. 1973. Attenuation of drug-induced bait shyness to a palatable solution as an increasing function of its availability prior to conditioning. *Behavioral Biology* 9(2):221-226.
- Emden HFV, and Rothschild M. 2004. Insect and bird interactions. 301 p.
- Endler JA. 1993. THE COLOR OF LIGHT IN FORESTS AND ITS IMPLICATIONS. *Ecol Monogr* 63(1):1-27.
- Ernst AJ, Engberg L, and Thomas DR. 1971. FORM OF STIMULUS GENERALIZATION CURVES FOR VISUAL INTENSITY. *J Exp Anal Behav* 16(2):177-&.
- Ferster CB. 1953. THE USE OF THE FREE OPERANT IN THE ANALYSIS OF BEHAVIOR. *Psychol Bull* 50(4):263-274.
- Forsman A, and Merilaita S. 1999. Fearful symmetry: pattern size and asymmetry affects aposematic signal efficacy. *Evol Ecol* 13(2):131-140.
- Gamberale-Stille G. 2001. Benefit by contrast: an experiment with live aposematic prey. *Behav Ecol* 12(6):768-772.
- Gamberale-Stille G, and Guilford T. 2003. Contrast versus colour in aposematic signals. *Anim Behav* 65:1021-1026.
- Gamberale-Stille G, Johansen AI, and Tullberg BS. 2009. Change in protective coloration in the striated shieldbug *Graphosoma lineatum* (Heteroptera: Pentatomidae): predator avoidance and generalization among different life stages. *Evol Ecol* 24(2):423-432.
- Gamberale-Stille G, and Tullberg BS. 1999. Experienced chicks show biased avoidance of stronger signals: an experiment with natural colour variation in live aposematic prey. *Evol Ecol* 13(6):579-589.
- Gamberale G, and Tullberg BS. 1996. Evidence for a peak-shift in predator generalization among aposematic prey. *Proc R Soc Lond Ser B-Biol Sci* 263(1375):1329-1334.
- Ghirlanda S, and Enquist M. 1999. The geometry of stimulus control. *Anim Behav* 58:695-706.
- Ghirlanda S, and Enquist M. 2003. A century of generalization. *Anim Behav* 66(1):15-36.
- Gill FB. 2007. *Ornithology*: W. H. Freeman and Company.
- Goldsmith TH, and Goldsmith KM. 1979. DISCRIMINATION OF COLORS BY THE BLACK-CHINNED HUMMINGBIRD, *ARCHILOCHUS-ALEXANDRI*. *Journal of Comparative Physiology* 130(3):209-220.
- Gover N, Jarvis JR, Abeyesinghe SM, and Wathes CM. 2009. Stimulus luminance and the spatial acuity of domestic fowl (*Gallus g. domesticus*). *Vision Res* 49(23):2747-2753.
- Güntürkün O. 2000. Sensory physiology: Vision. *Sturkie's Avian Physiology*.
- Guttman N, and Kalish HI. 1956. Discriminability and stimulus generalization. *Journal of Experimental Psychology* 51(1):79-88.
- Ham AD, Ihalainen E, Lindstrom L, and Mappes J. 2006. Does colour matter? The importance of colour in avoidance learning, memorability and generalisation. *Behav Ecol Sociobiol* 60(4):482-491.
- Ham AD, and Osorio D. 2007. Colour preferences and colour vision in poultry chicks. *Proc R Soc B-Biol Sci* 274(1621):1941-1948.
- Hanson HM. 1959. Effects of discrimination training on stimulus generalization. *Journal of Experimental Psychology* 58(5):321-334.
- Hauf P, Prior H, and Sarris V. 2008. Generalization gradients and representation modes after absolute and relative discrimination learning in young chickens. *Behav Processes* 78(1):93-99.
- Heineman.Eg, and Chase S. 1970. ON FORM OF STIMULUS GENERALIZATION CURVES FOR AUDITORY INTENSITY. *Journal of Experimental Psychology* 84(3):483-&.
- Hunt GR. 1996. Manufacture and use of hook-tools by New Caledonian crows. *Nature* 379(6562):249-251.
- Cheng K, and Spetch ML. 2002. Spatial generalization and peak shift in humans. *Learn Motiv* 33(3):358-389.
- Cheng K, Spetch ML, and Johnston M. 1997. Spatial peak shift and generalization in pigeons. *J Exp Psychol-Anim Behav Process* 23(4):469-481.

- Ihalainen E, Lindstrom L, and Mappes J. 2007. Investigating Mullerian mimicry: predator learning and variation in prey defences. *J Evol Biol* 20(2):780-791.
- Ihalainen E, Lindstrom L, Mappes J, and Puolakkainen S. 2008. Can experienced birds select for Mullerian mimicry? *Behav Ecol* 19(2):362-368.
- Jansson L, and Enquist M. 2003. Receiver bias for colourful signals. *Anim Behav* 66:965-971.
- Lindstrom L, Alatalo RV, Lyytinen A, and Mappes J. 2001. Predator experience on cryptic prey affects the survival of conspicuous aposematic prey. *Proc R Soc Lond Ser B-Biol Sci* 268(1465):357-361.
- Lindstrom L, Alatalo RV, Mappes J, Riipi M, and Vertainen L. 1999. Can aposematic signals evolve by gradual change? *Nature* 397(6716):249-251.
- Lindstrom L, Lyytinen A, Mappes J, and Ojala K. 2006. Relative importance of taste and visual appearance for predator education in Mullerian mimicry. *Anim Behav* 72:323-333.
- Lyytinen A, Alatalo RV, Lindstrom L, and Mappes J. 2001. Can ultraviolet cues function as aposematic signals? *Behav Ecol* 12(1):65-70.
- Mason JR, and Reidinger RF. 1983. Generalization of and effects of pre-exposure on color-avoidance learning by red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *Auk* 100(2):461-468.
- MelendezAckerman E, Campbell DR, and Waser NM. 1997. Hummingbird behavior and mechanisms of selection on flower color in *Ipomopsis*. *Ecology* 78(8):2532-2541.
- Miklosi A, Gonda Z, Osorio D, and Farzin A. 2002. The effects of the visual environment on responses to colour by domestic chicks. *J Comp Physiol A -Neuroethol Sens Neural Behav Physiol* 188(2):135-140.
- Murton RK, and Westwood NJ. 1966. Foods of rock dove and feral pigeon. *Bird Stud* 13(2):130-&.
- Ohinata S. 1978. Postdiscrimination shift of the goldfish (*Crassius auratus*) on a visual wavelength continuum. *Annual of Animal Psychology* 28:113-122.
- Osorio D. 1996. Symmetry detection by categorization of spatial phase, a model. *Proc R Soc Lond Ser B-Biol Sci* 263(1366):105-110.
- Osorio D, Ham AD, Gonda Z, and Andrew RJ. 2009. Sensory generalization and learning about novel colours by poultry chicks. *Q J Exp Psychol* 62(7):1249-1256.
- Osorio D, Jones CD, and Vorobyev M. 1999a. Accurate memory for colour but not pattern contrast in chicks. *Curr Biol* 9(4):199-202.
- Osorio D, Miklosi A, and Gonda Z. 1999c. Visual ecology and perception of coloration patterns by domestic chicks. *Evol Ecol* 13(7-8):673-689.
- Pearce JM. 2008. *Animal Learning & Cognition*: Psychology Press.
- Phillmore LS. 2008. Discrimination: From behaviour to brain. *Behav Processes* 77(2):285-297.
- Procházka P, and Honza M. 2003. Do Common Whitethroats (*Sylvia communis*) discriminate against alien eggs? *Erkennen die Dorngrasmücken (Sylvia communis) fremde Eier?* *Journal für Ornithologie* 144(3):354-363.
- Range F, Bugnyar T, and Kotrschal K. 2008. The performance of ravens on simple discrimination tasks: a preliminary study. *Acta Ethol* 11(1):34-41.
- Roper TJ, and Redston S. 1987. Conspicuousness of distasteful prey affects the strength and durability of one-trial avoidance learning. *Anim Behav* 35:739-747.
- Rowe C, Lindstrom L, and Lyytinen A. 2004. The importance of pattern similarity between Mullerian mimics in predator avoidance learning. *Proc R Soc Lond Ser B-Biol Sci* 271(1537):407-413.
- Ryan MJ. 1990. Signals, species, and sexual selection. *Am Scientist* 78(1):46-52.
- Shettleworth SJ. 2010. *Cognition, Evolution, and Behavior*: Oxford University Press.
- Skinner BF. 1957. THE EXPERIMENTAL ANALYSIS OF BEHAVIOR. *Am Scientist* 45(4):343-371.
- Spence KW. 1937. The differential response in animals to stimuli varying within a single dimension. *Psychol Rev* 44:430-444.
- Spetch ML, Cheng K, and Clifford CWG. 2004. Peak shift but not range effects in recognition of faces. *Learn Motiv* 35(3):221-241.
- Svadova K, Exnerova A, Stys P, Landova E, Valenta J, Fucikova A, and Socha R. 2009. Role of different colours of aposematic insects in learning, memory and generalization of naive bird predators. *Anim Behav* 77(2):327-336.
- ten Cate C, and Rowe C. 2007. Biases in signal evolution: learning makes a difference. *Trends Ecol Evol* 22(7):380-387.
- ten Cate C, Verzijden MN, and Etman E. 2006. Sexual imprinting can induce sexual preferences for exaggerated parental traits. *Curr Biol* 16(11):1128-1132.
- Terhune EC. 1977. Components of a visual stimulus used by scrub jays to discriminate a Batesian model. *Am Nat* 111(979):435-451.
- Thomas DR, Mood K, Morrison S, and Wiertelak E. 1991. Peak shift revisited: A test of alternative interpretations. *J Exp Psychol-Anim Behav Process* 17(2):130-140.

- Thomas DR, and Setzer J. 1972. STIMULUS GENERALIZATION GRADIENTS FOR AUDITORY INTENSITY IN RATS AND GUINEA-PIGS. *Psychonomic Science* 28(1):22-&.
- Vallortigara G, Regolin L, Bortolomiol G, and Tommasi L. 1996. Lateral asymmetries due to preferences in eye use during visual discrimination learning in chicks. *Behav Brain Res* 74(1-2):135-143.
- Weary DM, Guilford TC, and Weisman RG. 1993. A product of discriminative learning may lead to female preferences for elaborate males. *Evolution* 47(1):333-336.
- Williams DI. 1972. DISCRIMINATION LEARNING IN PIGEON WITH 2 RELEVANT CUES, ONE HARD AND ONE EASY. *Br J Psychol* 63(AUG):407-&.